Pr 6118

ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

2 AOUT 1993

July 1993

Volume 11, N° 2

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ISSCA

International Society for the Study and Conservation of Amphibians
(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

BOARD FOR 1993

President: Raymond F. LAURENT (Tucumán, Argentina).
General Secretary: Alain DUBOIS (Paris, France).
Treasurer: Dominique PAYEN (Paris, France).
Deputy Secretaries: Sergius L. KUZMIN (Moscow, Russia); Stephen J. RICHARDS (Townsville, Australia); David B. WAKE (Berkeley, U.S.A.).
Deputy Treasurers: Janalee P. CALDWELL (Norman, U.S.A.); Annemarie OHLER (Paris, France).
Other members of the Board: Günter GOLLMANN (Wien, Austria); Roy W. MCDIARMID (Washington, U.S.A.).

TARIFFS FOR 1993

	Individuals	Institutions
Subscription to *Alytes* alone	250 FF / 50 $	500 FF / 100 $
Subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*	270 FF / 54 $	540 FF / 108 $
Back issues of *Alytes*: single issue	60 FF / 12 $	120 FF / 24 $
Back issues of *Alytes*: one complete volume (4 issues)	200 FF / 40 $	400 FF / 80 $
Back issues of *Alytes*: complete set of volumes **1** to **10**	1600 FF / 320 $	3200 FF / 640 $

Five-years (1993-1997) individual subscription to *Alytes*: 1000 FF / 200 $.
Life individual subscription to *Alytes* from 1993 on: 5000 FF / 1000 $.
Patron life individual subscription to *Alytes* from 1993 on: 10000 FF / 2000 $ *or more*.

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA. Back issues of this bulletin are also available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

Inclusive Section or Group affiliation to ISSCA: 250 FF / 50 $.
Individual subscription to the ISSCA Board Circular Letters: 200 FF / 40 $.

MODES OF PAYMENT

– In French Francs, by cheques payable to "ISSCA", sent to our Secretariat (address above).
– In French Francs, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris.
– In U.S. Dollars, by cheques payable to "ISSCA", sent to Janalee P. CALDWELL, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 73019, U.S.A.

Source : MNHN, Paris

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

July 1993 **Volume 11, N° 2**

Alytes, 1993, **11** (2): 37-46.

La larva de *Telmatobius bolivianus* (Anura, Leptodactylidae)

E. O. LAVILLA * & I. DE LA RIVA **

* Instituto de Herpetologia, CONICET – Fundacion Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, 4000 Tucumán, Argentina

** Departamento de Biologia, Facultad de Veterinaria, Universidad de Las Palmas, c/Fco. Inglott Artiles 12A, 35016 Las Palmas de Gran Canaria, España

The external morphology and chondrocranium of larvae of the leptodactylid frog *Telmatobius bolivianus* from El Cañadón (3000 m), Chapare, Bolivia, are described. This tadpole differs from all other larvae known in the genus in having the oral disc modified into a suckerlike device. The possession of this peculiar larva distinguishes *T. bolivianus* from *T. verrucosus*, with which it has been placed in synonymy, and *T. marmoratus*, of which it has been considered a subspecies.

Bibliothèque Centrale Muséum

3 3001 00111596 2

INTRODUCCIÓN

Las larvas del género *Telmatobius* han recibido cierta atención por parte de diferentes autores (i.a. CEI, 1962, 1980; DIAZ & VALENCIA, 1985; GALLARDO, 1962; FERNANDEZ, 1926; KOSLOWSKY, 1895; LAVILLA, 1983, 1984a-b; LAVILLA & SCROCCHI, 1986; SCHMIDT, 1928; TRUEB, 1979; VELLARD, 1946, 1951, 1953), lo que ha permitido establecer una diagnosis del género basada en caracteres larvales, y la delimitación de dos grupos de especies, denominados meridional y septentrional respectivamente (LAVILLA, 1985, 1988a).

Las larvas de *Telmatobius* habitan en cuerpos de agua permanentes en las tierras altas del oeste de América del Sur, por arriba de los 1400 m s.n.m., y su presencia se ha verificado en lagos, aguas termales, cursos de agua formados en turberas altoandinas y en la porción correspondiente al rhitron de ríos y arroyos (LAVILLA, 1988b). A pesar que la mayoría de los taxa conocidos para este género ocupan este último tipo de ambientes, su morfología en general no refleja caracteres particulares asociados a la vida en torrentes.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Es por eso que el hallazgo de larvas atribuibles a *Telmatobius bolivianus* Parker, 1940, con un conjunto de caracteres diferentes de los considerados diagnósticos para el género, ha llamado nuestra atención, y la descripción de su morfología externa y estructura del condrocráneo y esqueleto visceral constituye el objeto del presente trabajo.

Esta particular morfología larval nos ha inducido a considerar a *Telmatobius bolivianus* como una especie válida, y no como sinónimo de *T. verrucosus* Werner, 1899 (VELLARD, 1951), o como subespecie de *T. marmoratus* (Duméril & Bibron, 1841) (VELLARD, 1970), tal como se la ha considerado hasta el momento.

La justificación de este acto taxonomico en base a caracteres de adultos será presentada por uno de nosotros (I. R.) en una próxima contribución.

MATERIAL Y MÉTODOS

En este estudio empleamos un lote de larvas de *Telmatobius bolivianus* proveniente del Río Apaza, ± 3000 m s.n.m., Provincia de Chapare, Departamento Cochabamba, Bolivia (17°05'S 65°54'W; la región es conocida localmente como "El Cañadón"). La asignación específica está basada en la asociación larvas-adultos encontrados en la región.

La serie está integrada por ocho ejemplares, en los siguientes estadios de la tabla de GOSNER (1960): est. 30 (1), est. 31 (1), est. 33 (1), est. 35 (1), est. 38 (3), est. 39 (1). Se escogió el ejemplar en estadio 35 para la descripción del condrocráneo y esqueleto visceral, mientras que las medidas que se brindan en la descripción morfológica fueron obtenidas de las larvas en estadio 38. Todo el conjunto de larvas fué utilizado en la descripción de caracteres cualitativos, los que, con excepción del grado de desarrollo de los miembros posteriores, no mostraron variaciones de importancia.

La toma de medidas siguió las pautas establecidas en LAVILLA & SCROCCHI (1986). Para la preparación del esqueleto analizado se siguió la técnica de diafanización y tinción diferencial de cartílago y hueso propuesta por WASSERSUG (1976).

El material analizado se encuentra depositado en la colección del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, bajo el numero FML 4820, y en el Centro de Estudios Tropicales, Sevilla, España, bajo los números CET A666-670.

RESULTADOS

MORFOLOGÍA EXTERNA

Estas larvas son asignables al "grupo meridional" de especies del genero *Telmatobius* (LAVILLA, 1985), y al conjunto de larvas exotróficas incluidas en la sección I, grupo 2, tipo 2 b de ALTIG & JOHNSTON (1989). Las larvas de *Telmatobius bolivianus* (fig. 1 a) se caracterizan como sigue.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

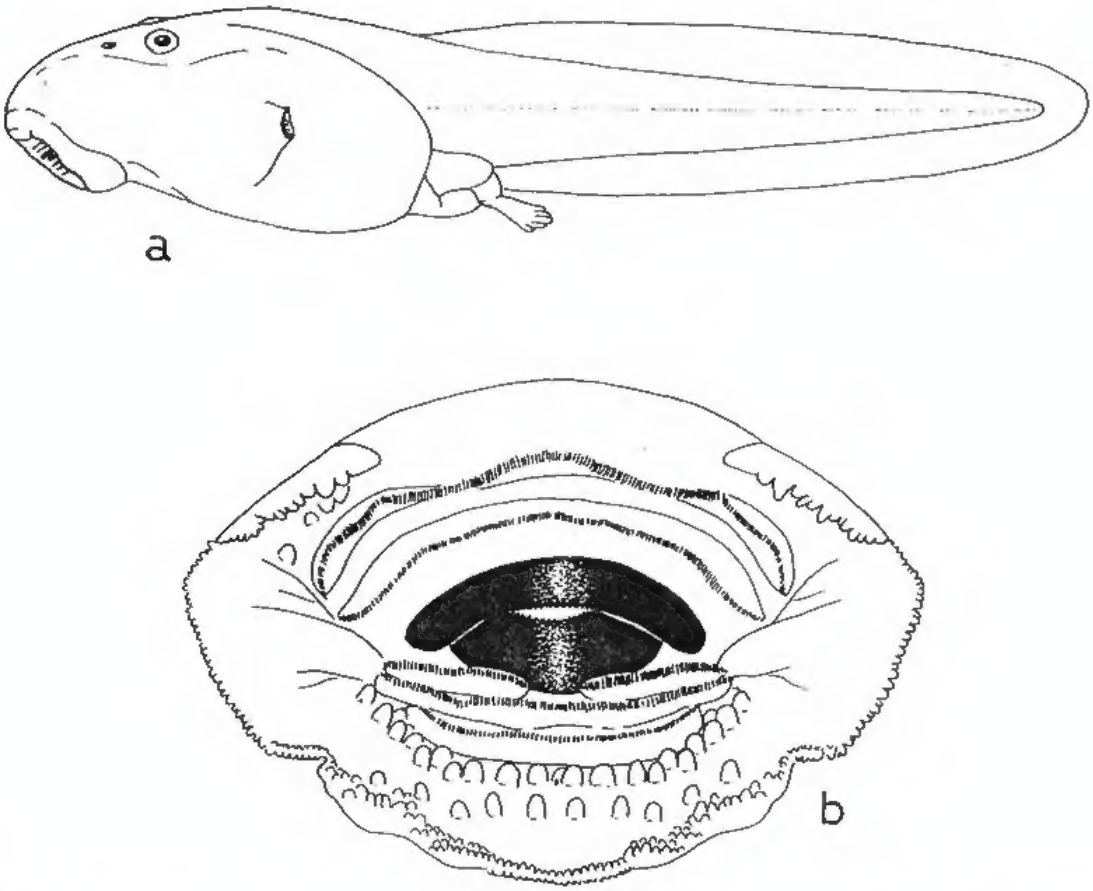

Fig. 1. – *Telmatobius bolivianus*, estadio 38 de GOSNER (1960) (semiesquemático): (a) vista general; longitud total = 74,3 mm; (b) disco oral; ancho máximo = 5,1 mm.

La longitud total de 3 larvas es de 74,3 a 85,8 mm. El cuerpo es deprimido (altura menor que el ancho máximo; x = 0,83; SD = 0,03) y oval (lados subparalelos) en vista dorsal. El ancho máximo se ubica aproximadamente en la mitad del cuerpo, por delante del tubo espiracular. El hocico es redondeado tanto en vistas dorsal como lateral, y el contorno ventral del cuerpo es convexo.

La boca es ventral y está rodeada por un disco oral grande (ancho disco oral / ancho máximo del cuerpo = 0,77; SD = 0,1) y modificado en forma de ventosa (fig. 1 b). El margen del disco es continuo, y las papilas marginales se disponen en hilera unica lateralmente y múltiple mentalmente; anteriormente están interrumpidas, dejando un claro rostral que equivale al 36,9 % (SD = 1,9) del ancho del disco. Existen, asimismo, dos hileras de papilas intramarginales en la región mental del disco, y un grupo de papilas supraangulares a cada lado, próximos al claro rostral. En todos los casos las papilas son simples y cónicas.

Source : MNHN, Paris

El pico corneo superior (suprarrostrodonte) es más ancho que alto y presenta el margen libre uniforme y ampliamente cóncavo, con aserraduras triangulares poco notables. Es de color negro y está completamente queratinizado.

El pico córneo inferior (infrarrostrodonte) presenta el margen libre convexo lateralmente y cóncavo medialmente; las aserraduras y los patrones de pigmentación y queratinización son similares a los del suprarrostrodonte.

Los dentículos córneos (queratodontes) son pequeños y se disponen en hileras según la formula 2 / (1 - 1) 2.

Los orificios nasales son ovales y rebordeados, y carecen de proyecciones y de inflexiones. Se disponen de manera oblicua al eje axial en la región dorsolateral del cuerpo (distancia extranasal / ancho del cuerpo a nivel de los orificios nasales = 0,38; SD = 0,003), y están ubicados más cerca de los ojos que del extremo del hocico (distancia frontonasal / distancia nasoocular = 2,91; SD = 0,42).

Los ojos, de posición dorsolateral (distancia extraocular / ancho del cuerpo a nivel de los ojos = 0,59; SD = 0,03), son de tamaño mediano (corresponden al 16,8 % del ancho del cuerpo a nivel de los ojos; SD= 1,0).

El espiráculo es único, izquierdo y visible dorsalmente. La abertura es oval y está plegada en reposo; se ubica en la región lateral del cuerpo y está desplazada hacia el tercio posterior (distancia rostro-espiraculo / longitud del cuerpo = 0,72; SD = 0,04).

La cloaca es basicaudal y está recubierta por un tubo proctodeal cónico, que se origina en el extremo medio-posterior del cuerpo y abre hacia la derecha, cubriendo el origen de la aleta ventral.

Las aletas caudales son proporcionalmente bajas (altura aletas / altura máxima del cuerpo = 0,88; SD = 0,05); son subparalelas en la mitad anterior y ligeramente convergentes posteriormente; el extremo es ampliamente redondeado. El extremo anterior de la aleta dorsal se origina sobre la musculatura epaxial, posterior a la unión cola-cuerpo.

La musculatura caudal es de proporciones normales (altura músculos caudales / altura máxima del cuerpo = 0,53; SD = 0,03).

Anatomía del condrocráneo y esqueleto visceral

Neurocráneo (fig. 2 A)

El neurocráneo está fuertemente condrificado, es subcuadrangular y levemente más largo que ancho (índice cefalico = 1,15).

Los cuernos trabeculares corresponden al 35,5 % de la longitud total del neurocráneo, divergen anteriormente y están curvados hacia abajo; los extremos anteriores se presentan en bisel, y se articulan con el cartílago suprarrostral por medio de tejido conectivo. Los cuernos presentan margenes subparalelos y su ancho es relativamente uniforme en toda su extensión, y en la región posterior llevan procesos laterales poco notables, dirigidos hacia abajo e invisibles dorsalmente.

Source : MNHN, Paris

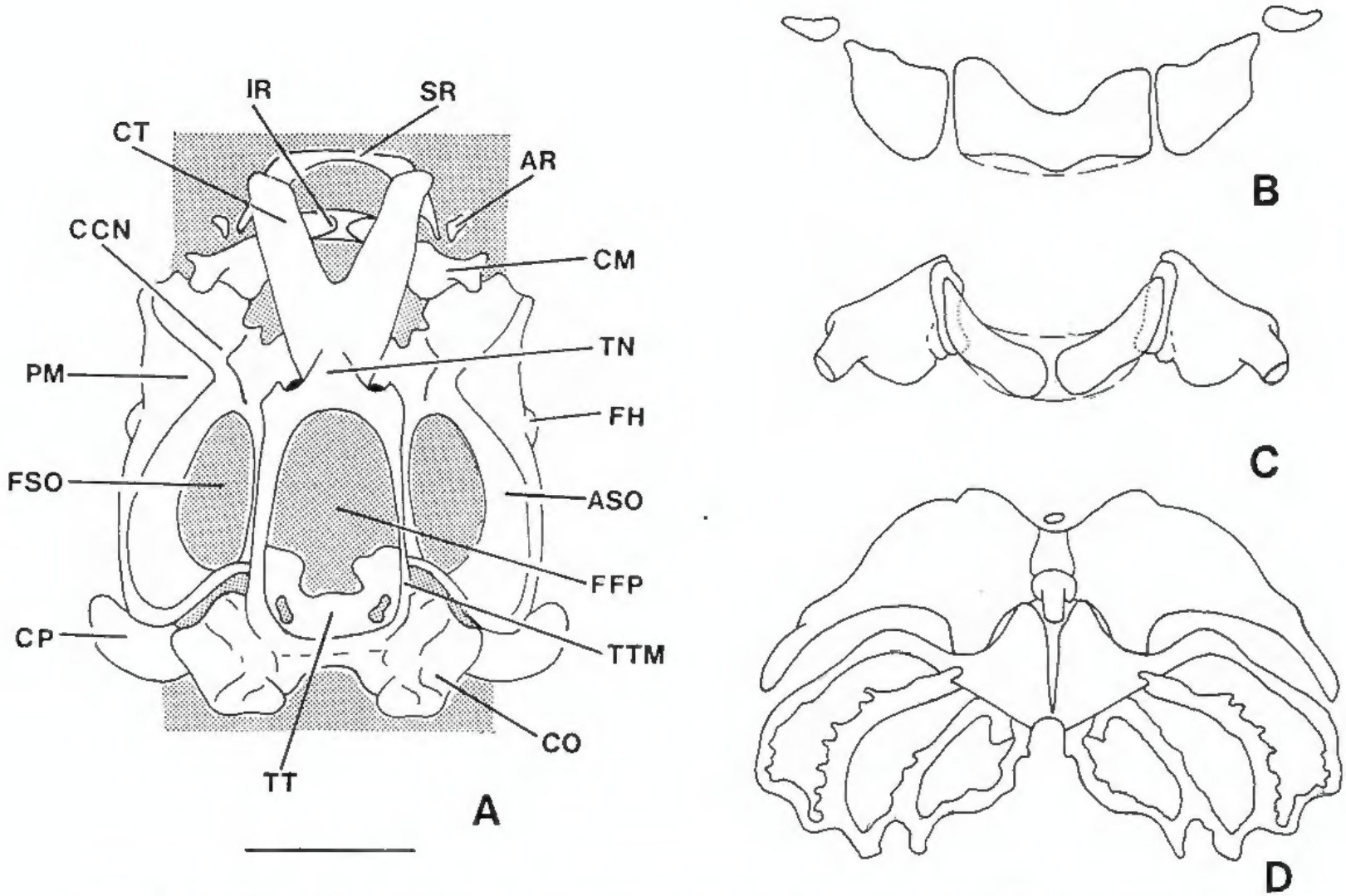

Fig. 2. – Condrocráneo y esqueleto visceral de *Telmatobius bolivianus*: (A) vista dorsal del condrocráneo; AR, adrostral; ASO, arco subocular; CCN, comisura cuadrado nasal; CM, cartílago de Meckel; CO, cápsula ótica; CP, cresta parótica; CT, cuerno trabecular; FFP, fontanela frontoparietal; FH, margen de la fosa hiocuadrado; FSO, fenestra subocular; IR, cartílago infrarrostral; PM, proceso muscular; SR, cartílago suprarrostral; TN, techo nasal; TT, tenia tecti medialis y t. t. transversalis; TTM, tenia tecti marginalis; (B) cartílago suprarrostral; (C) mandíbula inferior; (D) esqueleto hiobranquial. Escalas: fig. 2 A y 2 D, 6 mm; fig. 2 B y 2 C, 1,5 mm.

Source : MNHN, Paris

La placa etmoidal es de dimensiones reducidas (corresponde al 9,3 % del largo total del neurocráneo), y el septo nasal es bajo, completamente cubierto por el techo nasal, estrecho y corto, que no llega a cubrir los foramenes olfatorios. El complejo de la región nasal se ubica al mismo nivel que la región posterior de los cuernos trabeculares. En la lámina orbitonasal no existen aún indicios de cartílagos nasales.

Los cartílagos orbitales están bien desarrollados, y los foramenes característicos de esta región se encuentran notablemente desplazados hacia atrás, muy próximos al área de inserción del proceso ascendente del palatocuadrado. Los foramenes orbitonasal y óptico tienen posición dorsal (el segundo es el más grande), mientras que el foramen oculomotor es el más pequeño de los tres y está ubicado por debajo de los dos anteriores; por su parte, las pilas están reducidas a estrechas bandas de cartílago entre los foramenes. El foramen proótico está cerrado dorsalmente por la tenia tecti marginalis.

La fontanela frontoparietal es grande (corresponde al 46,5 % de la longitud total del neurocráneo) y en su región parietal se observan áreas irregulares, débilmente positivas al colorante (AB+), que corresponderían a la tenia tecti medialis y t. t. transversalis.

El piso de la cavidad craneal está débilmente condrificado, y no es posible distinguir los foramenes carotideos primarios ni los foramenes craneopalatinos.

El arco occipital esta dividido ventralmente por la notocorda, y en la región posterior se reconocen los esbozos de los cóndilos occipitales.

Las cápsulas óticas son cuadrangulares, de margenes cóncavos, y están relacionadas entre sí dorsalmente por un techo sinótico angosto. La cresta parótica es muy conspicua, presentando el aspecto de una lámina cartilaginosa en forma de media luna, que se extiende desde el ángulo anterolateral de la capsula ótica hasta el margen posterolateral del arco subocular, sin fusionarse con éste. La fenestra oval, de posición lateroventral, lleva un esbozo de opérculo.

El proceso ascendente del palatocuadrado se une al cartílago orbital a nivel del foramen oculomotor (unión media), y no presenta un proceso ótico. El proceso ascendente se presenta como una lámina cóncava, de posición más o menos vertical, que se continúa con el arco subocular, a su vez proporcionalmente más estrecho, cóncavo y con el margen externo más elevado y engrosado que el interno. El proceso muscular es triangular, terminado en un vértice agudo, y está inclinado medialmente. Próxima a la comisura cuadrado-craneal anterior se ubica la fosa hiocuadrado, con margenes proyectados lateralmente y visibles dorsalmente. La comisura cuadrado-craneal anterior está bien desarrollada, y de ella surgen la comisura cuadrado-nasal y el proceso cuadrado-etmoidal.

El cartílago suprarrostral es tripartito (fig. 2 B). El cuerpo es rectangular y tiene un amplio seno en su región media dorsal. Las alas son subtriangulares, con un proceso dorsal posterior corto y agudo y un proceso ventral posterior ampliamente redondeado. La articulación cuerpo-ala es conjuntiva y de reacción negativa al colorante (AB−). Próximos al proceso dorsal posterior de cada ala se ubica un cartílago adrostral, alargado.

En la mandíbula inferior (fig. 2 C), los cartílagos de Meckel son estructuras robustas, con procesos retroarticulares (en el sentido de De Beer, 1937 y De Jongh, 1968) muy

Source : MNHN, Paris

marcados. La comisura intramandibular es un ligamento delgado, ubicado en la porción dorsal de la articulación entre el cartílago de Meckel y el infrarrostral de cada lado.

Los infrarrostrales son oblongos y curvos, y en conjunto forman una estructura en forma de media luna. La copula mandibular es conjuntiva y AB−.

Esqueleto hiobranquial (fig. 2 D)

La copula I es oval y muy pequeña, apareciendo como un punto de condrificación en el centro de un área ligamentosa.

Los ceratohiales están bien desarrollados. Cada uno de ellos presenta el proceso anterior ancho, corto y romo, el proceso posterior mayor que el anterior y proyectado hacia atrás, y el proceso lateral, que es estrecho y alargado y se curva posterolateralmente. El proceso hiocuadrado se ubica sobre el proceso lateral, como una lámina triangular, delgada y de posición vertical.

La pars reuniens es cuadrangular y más larga que ancha, y está formada por cartílago histológicamente diferente al resto del esqueleto hiobranquial.

La copula II es subcircular y lleva un proceso urobranquial subtriangular y romo.

Las placas hipobranquiales son aproximadamente romboidales, y están separadas entre si en casi toda su extensión, existiendo un punto de fusión en su extremo posterior.

De los cuatro ceratobranquiales que existen a cada lado, el I y el II están fusionados al hipobranquial y el II tiene el extremo posterior bifurcado. Existe un puente branquial entre los ceratobranquiales III y IV, y el IV es el menos condrificado del conjunto. Las espículas y la comisura terminal están débilmente condrificadas.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

MORFOLOGÍA EXTERNA

La larva de *Telmatobius bolivianus* se diferencia de las restantes larvas conocidas para el género (LAVILLA, 1985, 1988a-b) por los siguientes caracteres:

(1) El disco oral es de tamaño grande (ancho del disco mayor que 2/3 del ancho máximo del cuerpo).

(2) El disco oral está modificado, formando una ventosa funcional.

(3) No existen papilas orales en la región angular.

(4) La formula dental es 2 / (1 - 1) 2.

(5) Difiere de las especies que constituyen el grupo meridional por la presencia de dos hileras de papilas intramarginales mentales en el disco oral, en lugar de una.

Por una confusión involuntaria, en LAVILLA (1988a: 12) se caracteriza el margen del

Source : MNHN, Paris

disco oral como intraangular (con una constricción a cada lado), cuando en realidad el margen carece de constricciones en las larvas de todos los taxa conocidos del género, errata que salvamos aquí.

Dentro del conjunto de telmatobinos inferiores (en el sentido de LYNCH, 1978), el único grupo conocido con larvas cuya morfología externa presenta caracteres asociados a los habitos torrentícolas son las del género *Telmatobufo*. *Telmatobius bolivianus* difiere de dicho conjunto de especies (FORMAS, 1972, 1988; DIAZ, SALLABERRY & NUÑEZ, 1983; LAVILLA, 1988a-b) en los siguientes caracteres:

(1) El disco oral es transangular; en *Telmatobufo* es intraangular.

(2) Las papilas orales marginales dejan un claro rostral; en *Telmatobufo* la hilera marginal de papilas es continua en todo el perímetro del disco.

(3) La aleta dorsal nace sobre el tercio anterior de la musculatura caudal; en *Telmatobufo* lo hace en el tercio posterior de la musculatura epaxial.

(4) El origen de la aleta ventral está cubierto por el tubo proctodeal; en *Telmatobufo* surge del tercio posterior de la musculatura hipaxial.

CONDROCRÁNEO Y ESQUELETO VISCERAL

Los datos aquí reportados deben considerarse como preliminares, dado que están basados sólo en un ejemplar en estadio comparable al 35 de la tabla de GOSNER (1960) (problemas de accesibilidad y lo reducido de las poblaciones nos impiden por el momento disponer de series mayores).

No existe información publicada sobre condrocráneo y esqueleto visceral de larvas de telmatobinos inferiores, aunque sí un trabajo en prensa (FABREZI & LAVILLA, en prensa) que analiza bajo este aspecto las larvas de tres especies de *Telmatobius* del noroeste argentino (*Telmatobius ceiorum*, *T. laticeps* y *T. pisanoi*), que son utilizadas aquí como elementos de comparación.

Llama la atención que la larva de *Telmatobius bolivianus*, si bien notablemente modificada exteriormente, es conservadora en cuanto a la estructura del condrocráneo y esqueleto visceral, y que las diferencias que presenta se encuentran solamente en detalles estructurales. En este sentido, conviene resaltar, en *T. bolivianus*, la ausencia de proceso pseudopterigoideo, la ausencia de proceso ótico, la expansión notable de la cresta parótica, la estructura cóncava del arco subocular, y el gran desarrollo que alcanzan algunas fosas y procesos, en especial los relacionados a la articulación esqueleto hiobranquial – palatocuadrado.

AGRADECIMIENTOS

E. O. L. agradece al Dr. R. F. LAURENT, al Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo y a la Fundación Alejandro Romay por el apoyo recibido.

Source : MNHN, Paris

I. R. agradece al Dr. J. CASTROVIEJO por su apoyo, así como al Museo de Historia Natural "Noel Kempf Mercado", de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Agradece también la amabilidad de los Dres. N. ARNOLD y B CLARKE (British Museum), N CARRILLO (Museo de Historia Natural Javier Prado, Lima), y E. FORNO (Instituto de Ecología, La Paz), por permitir el acceso a las colecciones bajo su cargo. El trabajo en Bolivia fue posible gracias a una beca concedida por la Asociación Amigos de Doñana.

LITERATURA CITADA

ALTIG, R. & JOHNSTON, G. F , 1989. – Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpet. Monogr.*, **3**: 81-109

CEI, J. M., 1962. – *Batracios de Chile*. Ed. Universidad de Chile: i-cviii + 1-128.

----- 1980. – Amphibians of Argentina. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), Monogr. **2**: i-xii + 1-609.

DE BEER, G. R., 1937. – *The development of the vertebrate skull*. Oxford, Oxford Univ. Press: 1-554, 143 pl.

DE JONGH, H. S., 1968. Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria* L. *Neth. J. Zool.*, **18** (1). 1-103.

DIAZ, N., SALLABERRY, M. & NUÑEZ, H., 1983 The tadpole of *Telmatobufo venustus* (Anura. Leptodactylidae) with considerations of generic relationships. *Herpetologica*, **39** (2): 111-113

DIAZ, N. & VALENCIA, J., 1985. Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia*, **1985**: 175-181.

FABREZI, M. & LAVILLA, E. O , en prensa. – Anatomia del condrocraneo en larvas de tres especies de *Telmatobius* del grupo meridional (Anura: Leptodactylidae). *Physis*, en prensa

FERNANDEZ, K., 1926. – Sobre la biologia y reproducción de batracios argentinos. *Bol. Acad. nac. Cienc. Cordoba*, **29**: 271-320.

FORMAS, J. R., 1972. A second species of the Chilean frog genus *Telmatobufo* (Anura: Leptodactylidae). *J. Herpet.*, **6**. 1-3.

----- 1988. – The tadpole of *Telmatobufo bullocki* (Anura: Leptodactylidae) *Herpetologica*, **44** (4): 458-460.

GALLARDO, J. M., 1962. Los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* en la Argentina (Anura: Leptodactylidae). *Neotropica*, **8** (26): 45-58.

GOSNER, K. L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

KOSLOWSKY, J., 1895 Batracios y reptiles de Rioja y Catamarca recogidos durante los meses de Febrero a Mayo de 1895. *Rev. Mus. La Plata*, **6**: 1-14, 4 lám

LAVILLA, E. O., 1983. – *Sistematica de larvas de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae)*. Tesis Doctoral, Fac. Cs. Nat. Univ. Nac. Tucumán, Argentina: 1-354.

----- 1984a. – Redescubrimiento de *Telmatobius hauthali* Koslowsky, 1895, y descripción de su larva. *Acta zool. lilloana*, **38**: 51-57.

----- 1984b. – Larvas de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) de la Provincia de Tucumán (Argentina). *Acta zool. lilloana*, **38**: 69-79.

----- 1985. – Diagnosis generica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. *Physis*, (B), **43** (105): 63-67

----- 1988a. – Lower Telmatobiinae (Anura Leptodactylidae): generic diagnoses based on larval characters. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **124**: 1-19.

----- 1988b The genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) and its relationship with montane wetlands *In*: G. H. DALRYMPLE, W. F. LOFTUS & F. S BERNARDINO Jr. (eds.), *Wildlife in the Everglades and Latin American wetlands*, Florida intl. Univ.: 16-17.

LAVILLA, E. O. & SCROCCHI, G J., 1986. Morfometria larval de los generos de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis*, (B), **44** (106): 63-67

Source : MNHN, Paris

PARKER, H. W., 1940. — Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca under the leadership of Mr. H. Cary Gilson, M. A. XII. Amphibia. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, **3** (1): 203-216.

SCHMIDT, K P., 1928. The Chilean frogs of the genus *Telmatobius*. *Rev. Chil. Hist. nat.*, **32**. 98-105.

TRUEB, L., 1979. — Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador, with description of a new species *Copeia*, **1979**: 714-733

VELLARD, J., 1946. — El genero *Telmatobius* en la Republica Argentina. *Acta zool. lilloana*, **3**: 313-326.

----- 1951. — Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Mem. Mus. Hist. nat. Javier Prado*, **1** 1-89

----- 1953. — Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo *marmoratus* y formas afines. *Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, **2**: 1-53, 4 lám.

----- 1970. — Contribución al estudio de los batracios andinos *Rev. Mus. arg. Cienc. nat. "B. Rivadavia"*, *Zool.*, **10** (1): 1-21, 4 pl.

WASSERSUG, R J, 1976 — A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Tech.*, **51**: 131-134.

WERNER, F., 1899. — Beschreibung neuer Reptilien und Batrachier. *Zool. Anz.*, **22** (602): 479-484.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

© ISSCA 1993

Source MNHN, Paris

Alytes, 1993, **11** (2): 47-63.

The anuran tarsus

Marissa FABREZI [1]

CONICET, Museo de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales,
Universidad Nacional de Salta, Mendoza 2, 4400 Salta, Argentina

The structure of the tarsus in adult specimens and larval sequences in different families of anurans are analyzed, in order to establish an overall concept of the diversity of this character in the group. Ontogenetic analysis has made it possible to confirm the hypothesis of the origination of distal tarsals and metatarsals along the fibular axis, whereas the element Y and the prehallux originate along the tibial axis, with no differentiation into intermedium nor centralia. On the basis of ontogenetic information, it can be established that the plesiomorphic condition of the tarsus in anurans is that in which the ends of the tibiale and fibulare are fused, and there are three free distal tarsals, the element Y and the prehallux. Apomorphic states can be recognized by different types of fusion between proximal and distal elements, or by a reduction of distal elements.

INTRODUCTION

The anuran tarsus is one of the most characteristic structures of the group, due to its degree of specialization. Although both anatomical and functional studies have been carried out for many years, there is still debate over tarsus homologies, the number of the embryonic elements making up the structure, and the evolution of the latter in anurans

HOWES & RIDEWOOD (1888) described four different tarsal morphologies in various species of extant anurans from a strictly anatomical point of view. LAURENT (1940, 1941a-b, 1942), LIEM (1970) and DREWES (1984) described two of these in the Arthroleptidae, Ranidae and Rhacophoridae. All these authors recognized differences in the distal portions of the tarsus. ANDERSEN (1978) presented an hypothesis of tarsal evolution in anurans based on five patterns that include variations in both proximal and distal areas of the tarsus. The above-mentioned studies rest on observations carried out on postmetamorphic specimens, and all concur in pointing out a tendency toward reduction of the number of individual elements.

HOLMGREN (1933), TRUEB (1973) and JAROSOVA (1974) refer to fusion of the intermedium with the proximal end of the tibiale, whereas up to four embryonic centralia fuse with the distal tarsals during development These hypotheses are very different from those put forward by other authors (HOWES & RIDEWOOD, 1888; SHUBIN & ALBERCH, 1986), who claim that there is no trace of the intermedium during anuran limb ontogeny.

1. Correspondence to: Casilla Correo 577, 4400 Salta, Argentina.

Source : MNHN, Paris

According to HOWES & RIDEWOOD (1888), the only central element recognized in the tarsus corresponds to the proximal element of the prehallux, whereas SHUBIN & ALBERCH (1986) denied the existence of centralia in the anuran autopodium. With regard to the distal tarsals, there is coincidence in the descriptions which indicate the presence of the distal tarsals 3, 2 and 1, and there is evidence of appearance of discrete cartilaginous foci of the distal tarsals 5 and 4 during development in some species.

All this somewhat controversial information leads to the conclusion that it is necessary to investigate the tarsus in this group in greater depth.

The present work analyzes the tarsus in specimens from different families, in order to obtain an overall view of the structure and distribution of adult morphology. Furthermore, some sequences of tarsal development are analyzed, in the hope of dispelling some doubts raised by the information currently available.

MATERIAL AND METHOD

The adult specimens and larvae listed in Appendix were analyzed. Ontogenetic series were staged according to GOSNER (1960). All the sample specimens were prepared according to the technique proposed by WASSERSUG (1976) for whole preparations. The tadpole hindlimbs were dissected and placed on slides.

Observations, drawings and photomicrographs of whole mounts were made using stereo-microscope with camera lucida and darkfield microscope.

Tarsus descriptions were made using the terminology in SHUBIN & ALBERCH (1986).

The following abbreviations were used in figures. d1, distal tarsal 1; d2, distal tarsal 2; d3, distal tarsal 3, Fe, femur, F, fibula; F_1, fibulare; LO, plate osseous; Ph, prehallux; s?, sesamoid; T, tibia; Ti, tibiale; Y, element Y; I, metatarsal I; II, metatarsal II; III, metatarsal III; IV, metatarsal IV; V, metatarsal V.

RESULTS

ARTHROLEPTIDAE (ASTYLOSTERNINAE, ARTHROLEPTINAE AND HYPEROLIINAE, SENSU LAURENT, 1986)

Adult specimens of the genera *Afrixalus*, *Arthroleptis*, *Astylosternus*, *Cardioglossa*, *Hyperolius*, *Kassina*, *Leptopelis*, *Phlyctimantis*, *Opisthothylax* and *Schoutedenella* were analyzed.

Cardioglossa cyaneospila and *C. leucomystax* were observed to have the tibiale and fibulare fused at the ends, the distal tarsals 3, 2 and 1 articulating with the metatarsals III, II and I, and the element Y and the prehallux both present. The prehallux is formed of one element in *C. cyaneospila* and three elements in *C. leucomystax* (fig. 1 A).

Source : MNHN, Paris

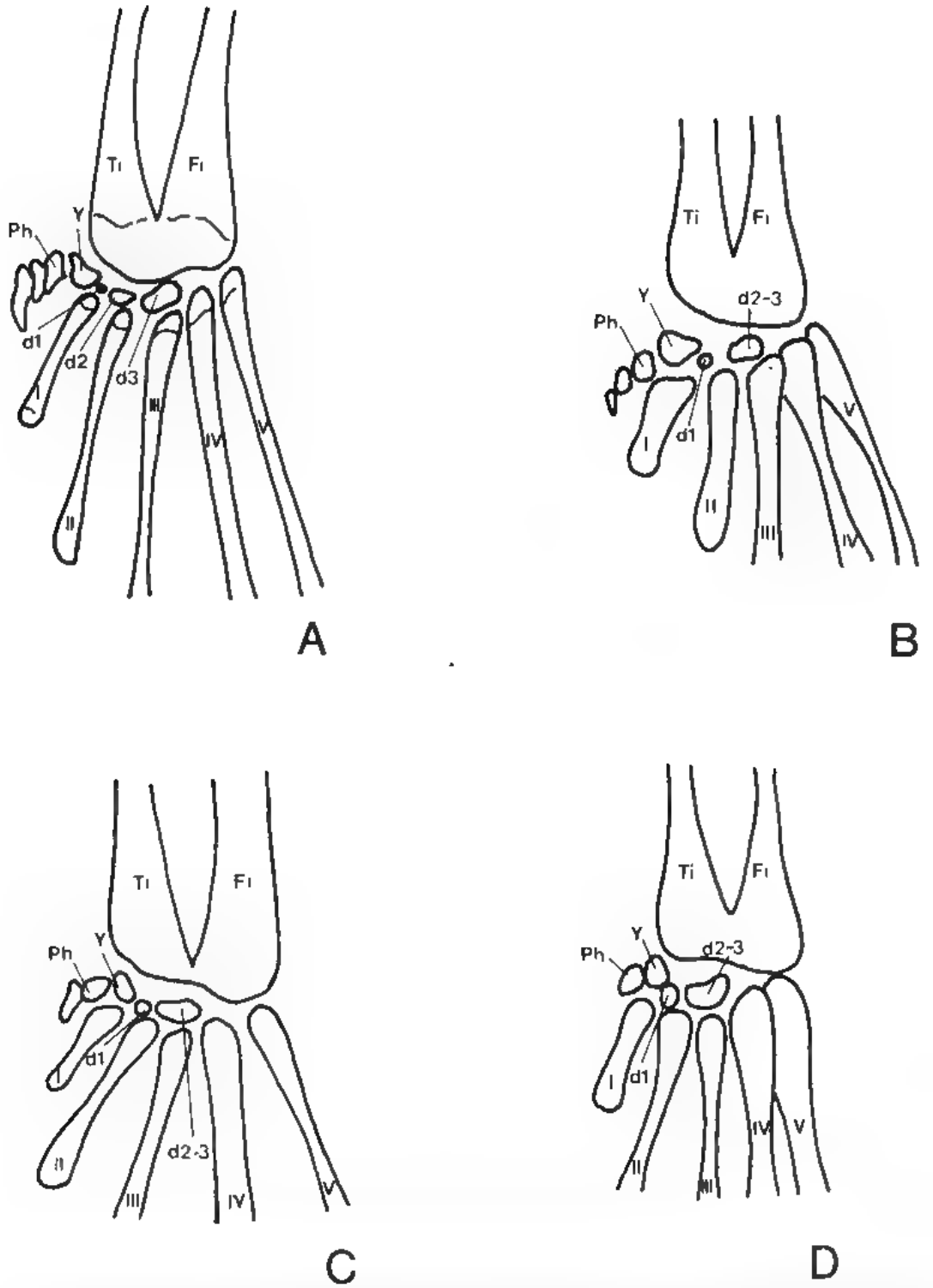

Fig. 1. (A) Dorsal view of right foot of *Cardioglossa leucomystax*. (B) Dorsal view of right foot of *Bufo granulosus*. (C) Dorsal view of right foot of *Dendrobates pictus*. (D) Dorsal view of right foot of *Pleurodema cinerea*.

Source : MNHN, Paris

In the remaining members of this family, the structure of the tarsus was characterized by the fusion of the ends of the tibiale and fibulare, the distal tarsal 3-2 articulating with the metatarsals III and II, the distal tarsal 1 articulating with the metatarsals II and I, and the presence of the element Y and the prehallux In *Afrixalus quadrivittatus*, *Arthroleptis poecilonotus*, *A. stenodactylus*, *A. variabilis*, *Leptopelis christyi* and *Opisthothylax* sp., the prehallux consists of a single element; in the remaining species it consists of two elements.

Bufonidae

Adult specimens of the genera *Atelopus*, *Bufo* and *Melanophryniscus* were analyzed The tarsus is formed of the tibiale and fibulare fused at the ends, the distal tarsal 3-2 articulating with the metatarsals III and II, the distal tarsal 1 articulating with the metatarsals II and I, the element Y and the prehallux. The prehallux consists of one element in *Melanophryniscus r. rubriventris*, two elements in *Atelopus pachyrhinus* and three elements in *Bufo granulosus* (fig. 1 B).

Dendrobatidae

The tarsus of an adult specimen of *Dendrobates pictus* (fig. 1 C) was analyzed, and found to present fusion of the ends of the tibiale and fibulare, the distal tarsal 3-2 articulating with the metatarsals III and II, the distal tarsal 1 articulating with the metatarsal II and I, the element Y, and the prehallux formed of two elements.

Hemisotidae

The tarsus of an adult specimen of *Hemisus g guineensis* was analyzed. It presented the tibiale and fibulare fused at the ends, the distal 3-2 articulating with the metatarsals III and II, the distal tarsal 1 articulating with the metatarsals II and I, the element Y, and the prehallux formed of one element.

Hylidae

Adult specimens of the genera *Argenteohyla*, *Gastrotheca*, *Hyla*, *Phyllomedusa*, and *Scinax* (Duellman & Wiens, 1992) were analyzed, together with larval preparations of *Hyla pulchella andina* and *Phyllomedusa sauvagii* (fig. 2 A).

The tarsus of all the adult hylids analyzed was formed of the tibiale and fibulare fused at the ends, the distal tarsal 3-2 articulating with the metatarsals III and II, the distal tarsal 1 articulating with the metatarsals II and I, the element Y and the prehallux The number of pieces in the prehallux varied according to the species: two in *Argenteohyla siemersii*, *Scinax nasica* and *Phyllomedusa hypochondrialis*, and three in the remaining species

In the preparations of the larval limbs from *Hyla pulchella andina* and *Phyllomedusa sauvagii*, it was observed that the fibulare differentiates earlier than the tibiale. Together

Source : MNHN, Paris

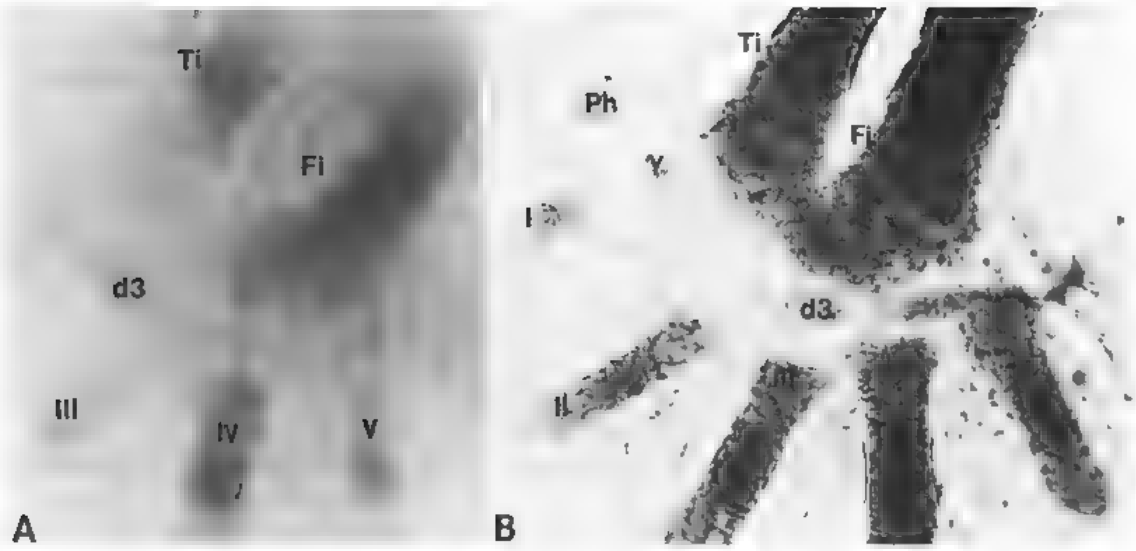

Fig. 2. – (A) Early stage of the tarsus development in *Phyllomedusa sauvagii*, in which rudiments of tibiale, fibulare, metatarsals IV, III and V and the distal tarsal 3 condensation are present. (B) Advanced stage of the tarsus development in *Leptodactylus* cf *gracilis*, in which distal tarsal 3, element Y, prehallux, five metatarsals and fused tibiale and fibulare are present.

with the two proximal tarsal rudiments (tibiale and fibulare), the metatarsal IV rudiment is also present. In the next stage, the metatarsals V and III appear, and a proliferation at the end of the fibulare becomes apparent, from which the cartilage condensation corresponding to the distal tarsal 3 arises. Later, when the metatarsal II and I rudiments are formed, the element Y condensation and the beginning of fusion between the tibiale and fibulare can be seen. Finally, the distal tarsal 2 differentiates as a continuation of the distal tarsal 3, while the distal tarsal 1 and the prehallux elements differentiate in a distal direction.

LEIOPELMATIDAE

Only two larval specimens of *Ascaphus truei* with ages corresponding to stages 39 and 42 of GOSNER (1960) were analyzed. As these stages are advanced in regard to limb development, no embryonic connections between the elements, such as those described by SHUBIN & ALBERCH (1986), were observed.

The stage 39 tadpole showed a cartilaginous tibiale and fibulare, fused at their ends; five distal tarsals (1, 2, 3, 4 and 5) diminishing in size in an anterior direction; the element Y located between the distal end of the tibiale; and a small condensation corresponding to the proximal segment of the prehallux. Each of the distal tarsals is related to the corresponding metatarsal.

The stage 42 tadpole showed the fusion of distal tarsals 5 and 4 with the distal end of fibulare (this can be deduced from the elongation of the distal end of the fibulare which

Source : MNHN, Paris

exceeds the tibiale in length). The metatarsals V and IV articulated directly with the end of the fibulare, while the metatarsals III, II and I maintained their relationship with the corresponding distal tarsals. The element Y was larger in size than the distal tarsals and supported the proximal element of the prehallux, made up of the two elements.

The morphology described for the stage 42 tadpole is the same as that described by ANDERSEN (1978) for an adult of *Ascaphus truei*.

LEPTODACTYLIDAE

Adult specimens of the genera *Eleutherodactylus*, *Hylodes*, *Leptodactylus*, *Odontophrynus*, *Pleurodema* and *Syrrhopus* were analyzed, as were ontogenetic series of *Leptodactylus*, *Odontophrynus* and *Pleurodema*.

The tarsal morphology of the adults is similar in all these species, with variations observed at the level of the number of prehallux elements The tibiale and fibulare are fused at the ends, the metatarsals V and IV articulate directly with the end of the fibulare, the distal tarsal 3-2 articulates with the metatarsals III and II, the distal tarsal 1 articulates with the metatarsals II and I, and the element Y and the prehallux are present. The prehallux in *Leptodactylus podicipinus*, *Pleurodema cinerea* (fig. 1 D) and *Syrrhopus nivicolimae* is formed of a single element. In *Eleutherodactylus discoidalis*, *Hylodes nasus*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. fuscus*, *L. gracilis* and *Odontophrynus occidentalis*, the prehallux is formed of two elements. In the rest of the species three elements were observed.

The sequences of tarsal development analyzed in the species of Leptodactylidae studied (fig. 2 B) is similar to that described for the Hylidae.

MICROHYLIDAE

Adult specimens of the genera *Breviceps*, *Dermatonotus* (fig. 3 A), *Elachistocleis*, *Gastrophryne*, and *Phrynomantis* (DUBOIS, 1988) were analyzed, as were ontogenetic series of the limb in *Dermatonotus muelleri*.

Observation of the tarsus in these species showed the tibiale and fibulare fused at the ends, the distal tarsal 3-2 articulating with the metatarsals III and II, the distal tarsal 1 articulating with the metatarsals II and I, the element Y and the prehallux. In all of them the prehallux consisted of two pieces.

The only difference in limb development observed in *Dermatonotus muelleri* was that the fusion of the ends of the tibiale and fibulare takes place prior to differentiation of the distal tarsals and of the element Y.

MYOBATRACHIDAE

Adult specimens of the genera *Crinia* (fig. 3 B), *Limnodynastes* and *Neobatrachus* were analyzed. The tarsal morphology observed is characterized by the presence of: tibiale and fibulare fused at the ends; metatarsal V and IV articulating directly with the end of the

Source : MNHN, Paris

fibulare; distal tarsal 3-2 articulating with metatarsal III and II; distal tarsal 1 articulating with metatarsals II and I; element Y and prehallux, this last formed of two elements. The distal segment of the prehallux in *Neobatrachus pictus* is greatly developed.

PELODYTIDAE

An adult specimen of *Pelodytes punctatus* (fig. 3 C) was analyzed. It has the tibiale and fibulare fused along their entire length, although a groove remains between the two elements, revealing their dual nature Present are the distal tarsals 3, 2 and 1, which articulate with the corresponding metatarsals, whereas the metatarsals V and IV articulate with the distal end of the fibulare. The distal tarsal 3 is the largest of the set. The element Y supports the prehallux, formed of three pieces. HOWES & RIDEWOOD (1888) describe the same tarsal morphology for this species, and TALAVERA (1985) analyzed its development. This last author observed that the specialization in *Pelodytes punctatus* includes not only the complete fusion of tibiale and fibulare, but also an early beginning of the ossification and fusion of these elements, a characteristic notably different from any observed in other species.

PIPIDAE

Adult specimens of the genera *Xenopus*, *Hymenochirus* and *Pipa* were analyzed.

In *Xenopus*, the tibiale and fibulare are fused at the ends and they are of equal length. The metatarsals V and IV articulate directly with the distal end of the fibulare. There are two distal tarsals: the distal tarsal 3-2 which articulates with the metatarsals III and II; and the distal tarsal 1 – somewhat smaller in size – which articulates with the metatarsals II and I. There is the element Y related to the tibiale, the distal tarsal 1 and the metatarsal I, and supporting the prehallux formed of two elements. HOWES & RIDEWOOD (1888) describe this same morphology in *Xenopus laevis*, the only difference being their observation of the prehallux with three elements.

In *Hymenochirus boettgeri camerunensis* (fig. 3 D), the tibiale and fibulare are completely fused, with the small fissure between them. The metatarsals V and IV articulate directly with this osseous complex. The distal tarsals 3-2 and 1, and the element Y, are observed to be the same as in *Xenopus*, but no elements which can be assigned to the prehallux are evident. Five or six sesamoids are present in plantar position between tibiale-fibulare and metatarsals.

In *Pipa*, the ends of the tibiale and fibulare are joined by a thin ossification. In dorsal view, the five metatarsals are articulated to a broadened osseous plate. In the ventral view, there are osseous condensations between the tibiale-fibulare and the metatarsals. four in *Pipa parva* (fig. 4 A) and six in *P. carvalhoi*, with no prehallux present. HOWES & RIDEWOOD (1888) observed a similar tarsal structure in *P. pipa*, where the metatarsals V and IV articulated directly with the end of the fibulare, while the remaining metatarsals articulated with the osseous plate (which is preaxial in this species). Three osseous condensations were observed in ventral view. The above-mentioned authors considered

Source MNHN, Paris

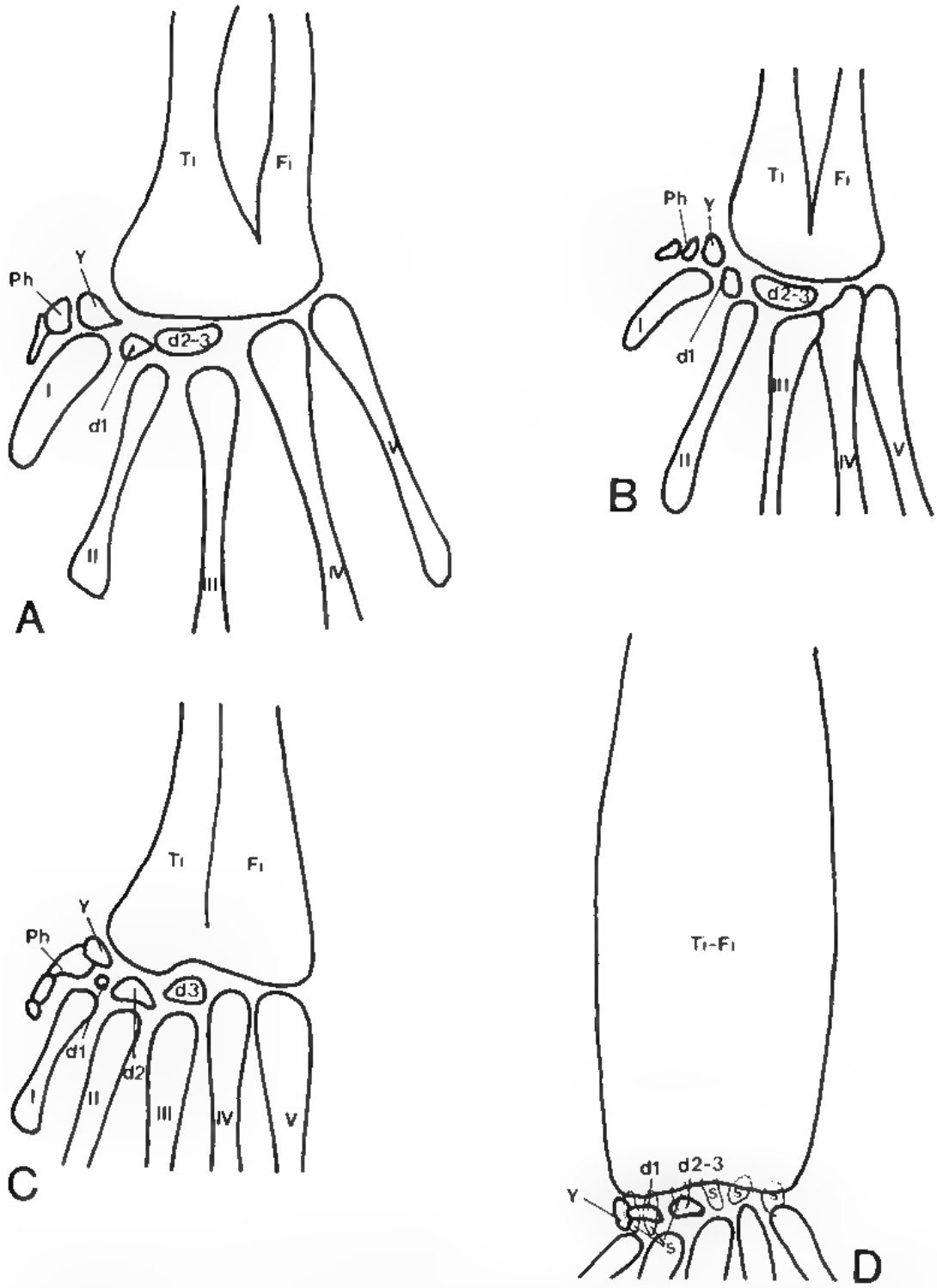

Fig 3. – (A) Dorsal view of right foot of *Dermatonotus muelleri*. (B) Dorsal view of right foot of *Crinia signifera*. (C) Dorsal view of right foot of *Pelodytes punctatus*. (D) Dorsal view of right foot of *Hymenochirus boettgeri camerunensis*.

Source : MNHN, Paris

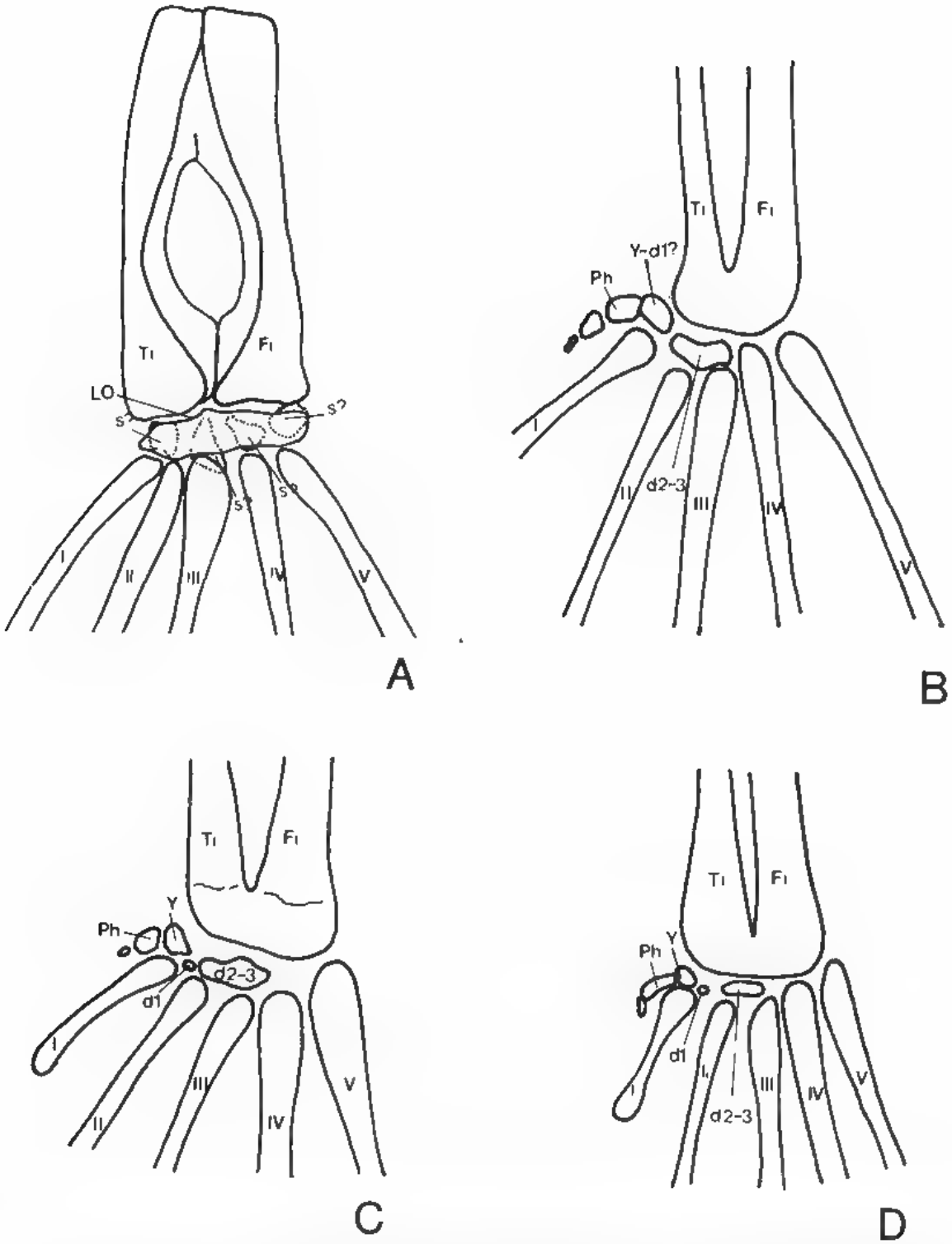

Fig. 4. – (A) Dorsal view of right foot of *Pipa parva*. (B) Dorsal view of right foot of *Chiromantis rufescens*. (C) Dorsal view of right foot of *Phrynobatrachus petropedetoides*. (D) Dorsal view of right foot of *Rhinoderma darwinii*.

Source MNHN, Paris

these condensations to correspond to the distal tarsal 3-2, the element Y and a sesamoid. It is difficult to interpret the homologies of these structures in *Pipa*, because their tarsal-metatarsal union is highly altered. The size of the bony dorsal plate varies, as do the number of osseous condensations, but it may be that both the plate and these condensations have no relation to the original tarsal elements, and are really sesamoids, similar to those observed in *Hymenochirus boettgeri camerunensis*. However, it will require a closer study of all aspects of the development and variation of the tarsal structure in these species to be carried out before any feasible interpretation can be made.

Pseudidae

Adult specimens of the genera *Lysapsus* and *Pseudis* were analyzed. They were observed to have a tarsus made up of tibiale and fibulare fused at the ends, the distal tarsal 3-2 articulating with the metatarsal III and II, the distal tarsal 1 articulating with the metatarsals II and I, the element Y and the prehallux. The prehallux in both genera was composed of two elements, the distal one being very developed.

Ranoidae (Mantellidae, Phrynobatrachidae and Ranidae, sensu Dubois, 1992)

Adults specimens of the genera *Aubria*, *Chiromantis*, *Hoplobatrachus*, *Phrynobatrachus* and *Ptychadena* were analyzed.

Most of the Ranoidae examined present a similar tarsal morphology, consisting of the tibiale and fibulare fused at the ends, the distal tarsal 3-2 articulating with the metatarsals III and II, a very small distal tarsal 1 articulating with the metatarsals II and I, the element Y and the prehallux.

The presence of a free distal tarsal 1 is not observed in *Chiromantis rufescens* (fig 4 B), *Phrynobatrachus natalensis* and *P asper*. Its absence can be interpreted as a loss, or as a fusion with some other element, probably the element Y.

There are variations in the number of pieces in the prehallux. This is formed of one element in *Phrynobatrachus acutirostris* and *P. petropedetoides* (fig. 4 C), and in the remaining species of two elements – with the exception of *Aubria subsigillata*, in which it is formed of three.

Rhinodermatidae

One adult specimen of *Rhinoderma darwinii* (fig. 4 D) was analyzed. It presented a tarsus consisting of the tibiale and fibulare fused at the ends, the distal tarsal 3-2 articulating with the metatarsals III and II, the distal tarsal 1 articulating with the metatarsals II and I, the element Y, and the prehallux formed of two pieces.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

As pointed out in the introduction, the existing information on tarsal development in the anurans is contradictory.

SHUBIN & ALBERCH (1986) have proposed a tentative development model for the anuran limb. This model explains the differentiation of autopodium elements in a proximal-distal and posterior-anterior direction on the basis of two cartilaginous series (postaxial and preaxial), in which processes such as branching, segmentation and de novo condensation are seen (fig. 5). The postaxial series (corresponding to fibula) segments to the fibulare; at the distal end of the fibulare there is an area of differentiation of distal tarsal 4 and metatarsal IV (distal tarsal 5 being formed by de novo condensation) Distal tarsal 4 does not segment from the end of fibulare, but branches to form distal tarsal 3. Distal tarsal 3 branches and segments to form metatarsal III and distal tarsal 2, metatarsal II arising from the last. Distal tarsal 1 could be formed by de novo condensation as could metatarsal I – or could be cleaved from distal tarsal 2. On the other hand, the preaxial series (corresponding to the tibia) segments form the tibiale, the element Y and the prehallux. According to the above-mentioned authors, in the tetrapods, the intermedium differentiates from the branching end of the fibula together with the fibulare, while the centralia segments from branches of the intermedium. This does not occur in the anurans.

The results of the present work on tarsal development in various species of anurans confirm the model proposed by SHUBIN & ALBERCH (1986), as no trace of cartilage condensation which could be attributed to the intermedium and/or centralia were observed. The differentiation of the preaxial elements – tibiale, element Y and prehallux – in a proximal-distal sequence has been confirmed. A description has also been given, in a proximal-distal and posterior-anterior sequence, of the differentiation of the postaxial elements: namely, fibulare, distal tarsals and metatarsal V to I.

Although the results obtained herein support the hypothesis of the non-existence of intermedium and centralia during tarsal development in the anurans, they are not exhaustive enough to entirely negate the results obtained by other authors (especially JAROSOVA, 1974). This last author made a careful analysis of the hindlimb development of *Xenopus laevis* and *Discoglossus pictus* by studying histological preparations of larval limbs, in which she observed the presence of these condensations.

An analysis of the development patterns shows that the individual tarsals which can be recognized in the early stages of hindlimb differentiation are the tibiale, the fibulare, the distal tarsals 3, 2 and 1, the element Y and the prehallux The progressive fusion of some of these can be verified in the later ontogenetic stages of some species. This leads to the supposition that the plesiomorphic condition of the tarsal structure is that of the initial stages of limb differentiation, and is that presented by the adult forms of the Leiopelmatidae, Discoglossidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888, ANDERSEN, 1978), Pelobatidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978) and two species of *Cardioglossa*.

Subsequent to this plesiomorphic condition of the tarsus, in which all the elements can be individually recognized, progressive fusions between them take place during the

Source : MNHN, Paris

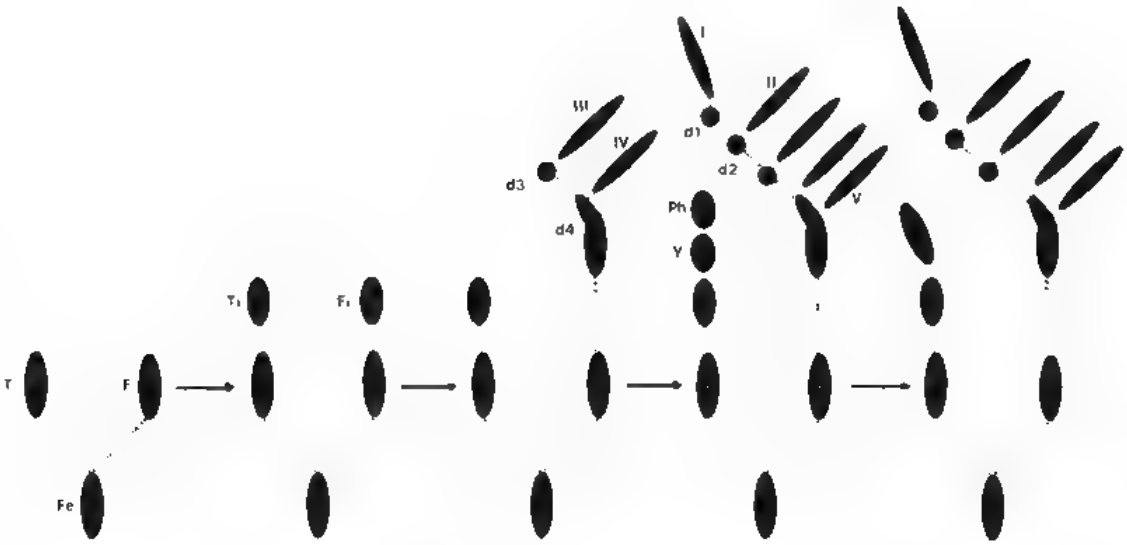

Fig. 5. — Schematic sequence of the tarsus development in *Xenopus laevis* (from SHUBIN & ALBERCH, 1986), reduced to patterns of branching, segmentation and de novo condensation.

development, leading to the appearance of apomorphic states in different directions that are characteristic of the adults. In one direction, as observed in the Pelodytidae, there is complete fusion of the tibiale and of the fibulare, which is further associated with other specializations (TALAVERA, 1985). Alternatively, in another direction arises the apomorphic state represented by fusion of the distal tarsals 3 and 2.

This last condition is amply distributed throughout the remaining families, including Pelobatidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; LYNCH, 1973; ANDERSEN, 1978; DUELLMAN & TRUEB, 1985)

In the Pipoidea, the *Xenopus* tarsus represents the generalized condition from which at least two apomorphic, apparently independent, states will emerge. (1) In the *Pipa* species analyzed in this work, and in that of HOWES & RIDEWOOD (1888), the replacement of the distal tarsals, of the element Y and of the prehallux by a complex formed of an osseous plate and a set of sesamoids has been observed. (2) In *Hymenochirus boettgeri camerunensis*, the condition of the fused tibiale and fibulare and reductions of the prehallux elements (with the distal tarsals 3-2 and 1 and the element Y preserved, as in *Xenopus*), with sesamoids associated, is present. Another state observed in the tarsal structure of Pipoidea is that described by ANDERSEN (1978) as found in *Rhinophrynus dorsalis*, in which only the tibiale and fibulare are preserved as tarsal elements.

The morphology described for the majority of the Myobatrachidae species (LYNCH, 1973; ANDERSEN, 1978; GOLLMANN, 1991) is similar. However, in hybrid populations of *Geocrinia laevis* and *Geocrinia victoriana* (GOLLMANN, 1991), there are numerous variations in the shape and number of tarsal elements. These include complete fusions (with or without signs of suturing) between distal tarsals, hypertrophy of the element Y, the appearance of accessory elements, and so on. In some cases these variations are symmetric.

Source MNHN, Paris

In the Brachycephalidae, Bufonidae, Centrolenidae, Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Pseudidae and Rhinodermatidae, the presence of three free distal tarsals has been mentioned only for the Rhinodermatidae by LYNCH (1971) and DUELLMAN & TRUEB (1985). This information is different from that obtained from analysis of the *Rhinoderma darwinii* tarsus in the present work and in that of ANDERSEN (1978). According to the results here given, the condition of the tarsus in these families includes the presence of the tibiale and fibulare fused at the ends, the distal tarsals 3-2 and 1, the element Y and the prehallux (with a variable number of elements). According to reference data, two independent apomorphic states can emerge from this condition, as shown by complete fusion of tibiale and fibulare occurring in Centrolenidae (LYNCH, 1973; ANDERSEN, 1978; DUELLMAN & TRUEB, 1985) and *Geobatrachus* (DUELLMAN & TRUEB, 1985).

DREWES (1984) analyzed the tarsus in Ranoidea and recognized the following character states: (0) distal tarsals not fused; Leiopelmatidae, Discoglossidae and *Pelodytes*; (1) distal tarsals 3 and 2 fused; all Ranoidea except Hyperoliinae; (2) distal tarsals not fused (paedomorphic); Hyperoliinae.

This author established the polarity in the 0 → 1 → 2 direction. Furthermore, he recognized other states in regard to the distal tarsal 1, namely: (0) presence of the distal tarsal 1, plesiomorphic; Astylosterninae, Arthroleptinae, *Arthroleptella*, *Cacosternum*, *Strongylopus*, *Ptychadena*, *Rana* (African species), and *Hemisus*; (1) absence of the distal tarsal 1 in free form (it can be absent or fused to the element Y), apomorphic; Phrynobatrachidae, *Abrana*, *Aubria*, *Hylarana*, *Tomopterna*, *Pyxicephalus*, and Hyperoliinae.

Owing to the fact that DREWES (1984) did not illustrate his observations, it is difficult to interpret his results, as even analyses carried out on the same species give different results The present writer considers that the unfused condition of distal tarsals 3 and 2 which DREWES (1984) attributes to the Hyperoliinae is not exact, and that what the latter interprets as the distal tarsal 2 (as opposed to the interpretation he gives for Ranoidae) is the distal tarsal 1 of the present work. With regard to the absence of the distal tarsal 1 in *Aubria* and the Phrynobatrachidae, this would also seem to be an error; according to observations made in the present work, only two species of *Phrynobatrachus* lack a free distal tarsal 1. In the Hyperoliinae, as well as in the Astylosterninae, Arthroleptinae, Ranidae, Phrynobatrachidae and Hemisotidae, the distal tarsal 1 is present. The only notable difference with regard to this element is that in *Aubria* and the Phrynobatrachidae it is proportionally much smaller than the distal tarsal 3-2 and the element Y. These results lead to the interpretation — identical to that of LAURENT (1940, 1941a-b, 1942) — that the fusion of the distal tarsals 3 and 2 is a widely distributed condition, as is the presence of the distal tarsal 1 Only *Cardioglossa* among the ranoids exhibits a clearly plesiomorphic condition with respect to the tarsus. In the remainder of the Arthroleptinae, as well as in the Astylosterninae, Hyperoliinae, Ranidae, Phrynobatrachidae and Hemisotidae analyzed, the condition of the tarsus is derived from that of *Cardioglossa* by fusion of the distal tarsals 3 and 2. The state observed in *Phynobatrachus asper*, *P. natalensis* and *Chiromantis rufescens*, where the distal tarsal 1 is absent, probably due to fusion with the element Y as observed in the development of *Rana catesbeiana* (HOWES & RIDEWOOD, 1888), would in turn derive from the foregoing state.

Source : MNHN, Paris

With regard to the structure of the prehallux, an interspecific variation in the number of elements it contained was observed. Although only a small number of specimens were analyzed for each species, from information supplied by other authors (HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978) it is probable that this structure also varies intraspecifically with relation to sex and age. However, the absence of a prehallux in Pipoidea, which shows a highly specialized tarsal structure, could also be considered an apomorphy.

CONCLUSIONS

(1) On the basis of an analysis of the hind limb ontogeny, it can be suggested that the plesiomorphic condition of the anuran tarsus is shown by the presence of the tibiale and fibulare fused at the ends, three free distal tarsals (3, 2 and 1), the element Y and the prehallux.

(2) The apomorphic states result from the fusion of proximal and/or distal tarsal elements, or from reduction of distal elements.

(3) The Pipoidea show the greatest complexity and specialization in their tarsal structure. In these forms the typical tarsal elements are replaced by others.

RESUMEN

Se analiza la estructura del tarso en especímenes adultos y secuencias larvales de diferentes familias de anuros con el propósito de establecer un panorama global de la diversidad de este carácter en el grupo. El análisis de la ontogenia permite confirmar la hipótesis del origen de los tarsales distales y metatarsales a partir del eje fibular, mientras que el elemento Y y el prehallux se originan del eje tibial, sin diferenciación de intermedio y centrales Sobre las bases de la información ontogenética, se puede establecer que la condición plesiomórfica del tarso en los anuros es aquella en la que los extremos del tibial y fibular se encuentran fusionados, y existen tres tarsales distales libres, el elemento Y y el prehallux. Los estados apomórficos pueden ser reconocidos por diferentes tipos de fusión entre los elementos proximales y distales, o por la reducción de los elementos distales.

ACKNOWLEDGEMENTS

The present work was carried out thanks to the support provided by the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Argentina), through its Proyecto de Investigación y Desarrollo 3-005600/88. The Fundación Miguel Lillo and Dr Raymond F LAURENT provided the specimens analyzed. Dr. Raymond F LAURENT and Dr Gustavo SCROCCHI provided some very apt comments and observations on the text Omar PAGABURO provided assistance in the field.

Source : MNHN, Paris

LITERATURE CITED

ANDERSEN, M. L., 1978. — *The comparative myology and osteology of the carpus and tarsus of selected anurans*. Lawrence, Kansas, Ph. Dissertation: 1-302

DREWES, R., 1984. — A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura): treefrogs of Africa, Madagascar and Seychelles Islands. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, **139**: 1-70.

DUBOIS, A. 1988. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (XVII). *Alytes*, **7** (1): 1-5.

----- 1992. — Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). *Bull. Soc. linn. Lyon*, **61** (10): 305-352.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L., 1985. — *Biology of amphibians*. New York, McGraw-Hill: i-xix + 1-670.

DUELLMAN, W. E. & WIENS, J. J., 1992. — The status of the hylid frog genus *Ololygon* and the recognition of *Scinax* Wagler, 1830. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **151**: 1-23.

GOLLMANN, G., 1991. — Osteological variation in *Geocrinia laevis*, *Geocrinia victoriana* and their hybrid populations (Amphibia, Anura, Myobatrachinae). *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, **29**: 289-303.

GOSNER, K., 1960. — A simplified table for staging anurans embryos and larvae, with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

HOLMGREN, N., 1933. — On the origin of the tetrapod limb. *Acta Zool. Stockh.*, **14**: 185-295.

HOWES, G. B. & RIDEWOOD, R., 1888. — On the carpus and tarsus of Anura. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **1888**: 141-180.

JAROSOVA, J., 1974. — The components of the tarsus in *Paleobatrachus* and their development in related recent species. *Acta Univ. Carolinae — Geol.*, **1**: 119-144.

LAURENT, R. F., 1940. — Contribution a l'ostéologie et à la systématique des Ranides africains. Première note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **34** (1): 76-96.

----- 1941a. — Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Ranides africains. Deuxième note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **34** (2): 192-234.

----- 1941b. — Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophorides africains. Première note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **34** (1): 85-111.

----- 1944. — Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophorides africains. Deuxième note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **38** (1-2): 149-167.

----- 1986. — Sous-classe des Lissamphibiens (Lissamphibia). Systématique. *In*: P. P. GRASSÉ & M. DELSOL (eds.), *Traité de zoologie*, **14**, *Batraciens*, Fascicule I-B, Paris, Masson: 594-797.

LIEM, S. S., 1970. — The morphology, systematics and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Fieldiana: Zool.*, **55**: 1-145.

LYNCH, J. D., 1973. — The transition from archaic to advanced frogs. *In* J. L. VIAL (ed.), *Evolutionary biology of the anurans*, Columbia, Univ. Missouri Press: 133-182.

SHUBIN, N. & ALBERCH, P., 1986. — A morphogenetic approach on the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evol. Biol.*, **20**: 319-387.

TALAVERA, R. 1985. — Notas sobre la ontogenia de las especializaciones locomotoras del tarso de *Pelodytes punctatus* (Anura). *Bull. Soc. cat. Ictio. Herp.*, **10**: 27-31.

TRUEB, L., 1973. — Bones, frogs and evolution. *In* J. L. VIAL (ed.), *Evolutionary biology of the anurans*, Columbia, Univ. Missouri Press: 65-132.

WASSERSUG, R., 1976. — A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formaline fixed vertebrates. *Stain Tech.*, **51**: 131-134.

Corresponding editor: Alain DUBOIS

Source : MNHN, Paris

Appendix

List of specimens examined

FML: Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
RFL: personal collection of Raymond F. Laurent, Tucumán
MCN: Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta.

Staging of larvae is according to Gosner (1960).

Family Arthroleptidae (= Hyperoliidae sensu Laurent, 1986).

Subfamily Arthroleptinae. – *Arthroleptis adolfifriederici*: RFL 90c (3 specimens); *Arthroleptis poecilonotus*: RFL 232h (2 specimens); *Arthroleptis stenodactylus*: RFL 108b (1 specimen), *Arthroleptis variabilis*: RFL 143 (1 specimen); *Cardioglossa cyaneospila*: RFL 66a (2 specimens), *Cardioglossa leucomystax*: RFL 170 (2 specimens), *Schoutedenella pyrrhoscelis*: RFL 121 (4 specimens); *Schoutedenella schubotzi*. RFL 175b (4 specimens); *Schoutedenella sylvatica*: RFL 169b (2 specimens), RFL 43b (2 specimens).

Subfamily Astylosterninae *Astylosternus diadematus*: FML 03215 (2 specimens).

Subfamily Hyperoliinae. – *Afrixalus laevis*: RFL 16g (1 specimen), RFL 92a (1 specimen); *Afrixalus osorioi*. RFL 4 (2 specimens), RFL 74 (2 specimens); *Afrixalus quadrivittatus*: RFL 44b (2 specimens); *Hyperolius castaneus*: RFL 54c (9 specimens); *Hyperolius marmoratus argentovittis*: RFL 101fg (2 specimens); *Kassina senegalensis angeli*: RFL 158g (1 specimen); *Kassina senegalensis ruandae*: RFL 273 (2 specimens); *Leptopelis christyi*: RFL 135 (4 specimens), FML 3988 (1 specimen), FML 3987 (1 specimen), *Opisthothylax* sp.: RFL s/n.; *Phlyctimantis verrucosus*: RFL 81b (3 specimens), RFL 87 (3 specimens)

Family Bufonidae – *Atelopus pachyrhinus*: FML 3496 (1 specimen), *Bufo granulosus*: FML 4408 (1 specimen), *Melanophryniscus r. rubriventris*: FML 2502 (1 specimen), FML 1484 (1 specimen)

Family Dendrobatidae. – *Dendrobates pictus*: FML 3516 (1 specimen)

Family Hemisotidae. – *Hemisus g. guineensis*: FML 1244 (1 specimen).

Family Hylidae – *Argenteohyla siemersi*: FML 3954 (2 specimens); *Gastrotheca gracilis*. FML 2995 (1 specimen), FML 3816 (1 specimen); *Hyla minuta*: FML 4282 (1 specimen), *Hyla nana*: FML 4352 (1 specimen), *Hyla pulchella andina*. FML 3812 (1 specimen), FML 4585 (16 tadpoles, stages 33-42), *Phyllomedusa hypochondrialis*: FML 0452 (2 specimens), *Phyllomedusa sauvagii*: FML 3822 (1 specimen), FML 3823 (1 specimen), FML 4090-4091 (30 tadpoles, stages 32-42); *Scinax nasica*: FML 3810 (2 specimens); FML 4407 (1 specimen).

Family Leiopelmatidae. *Ascaphus truei*: FML s/n (2 tadpoles, stages 39 and 42).

Family Leptodactylidae – *Eleutherodactylus discoidalis*: FML 0462 (2 specimens), FML 4405 (2 specimens); *Hylodes nasus*: FML 3498 (1 specimen); *Leptodactylus chaquensis*: FML 4406 (1 specimen), FML 4537 (6 tadpoles, stages 37-42); *Leptodactylus elenae*: FML 1274 (1 specimen), *Leptodactylus fuscus*: FML 1470 (1 specimen), FML 3887 (1 specimen), *Leptodactylus gracilis*: FML 2984 (1 specimen); *Leptodactylus* cf. *gracilis*: MCN 21 (25 tadpoles, stages 32-40); *Leptodactylus podicipinus*: FML 4411 (1 specimen), FML 4412 (1 specimen); *Odontophrynus americanus*: FML 1376 (1 specimen), FML 4525 (12 tadpoles, stages 35-42); *Odontophrynus lavillai*: FML 3580 (2 specimens), FML 4499 (12 tadpoles, stages 33-39), *Odontophrynus occidentalis*: FML 1336 (2 specimens); *Physalaemus biligonigerus*: FML 1887 (1 specimen), FML 3930 (2 specimens), FML 1893 (2 specimens), FML 3824 (1 specimen), FML 4409 (1 specimen); *Physalaemus santafecinus*. FML 0937 (2 specimens); *Pleurodema cinerea*: FML 3785 (3 specimens), *Syrrhopus nivicolimae*: FML 1274 (1 specimen).

Family Microhylidae – *Breviceps mossambicus*: FML 3166 (1 specimen); *Breviceps poweri*: FML 3165 (1 specimen), *Dermatonotus muelleri*: FML 1074 (1 specimen), FML 4571 (15 tadpoles, stages

Source : MNHN, Paris

32-42), *Elachistocleis bicolor*: FML 0251 (1 specimen), FML 4031 (1 specimen), *Gastrophryne carolinensis*: FML 3365 (1 specimen); *Gastrophryne olivacea*: FML 2384 (1 specimen); *Phrynomantis bifasciatus*: RFL 368 (3 specimens)

Family MYOBATRACHIDAE. — *Crinia signifera*: FML 3778 (1 specimen); *Limnodynastes tasmaniensis*: FML 3773 (2 specimens); *Neobatrachus pictus*: FML 3777 (1 specimen).

Family PELODYTIDAE. — *Pelodytes punctatus*: FML 3940 (1 specimen).

Family PIPIDAE. — *Hymenochirus boettgeri camerunensis*: RFL 205b (4 specimens); *Pipa carvalhoi*: FML 2307 (1 specimen); *Pipa parva*: FML 2856 (1 specimen), *Xenopus fraseri*: RFL 186 (3 specimens); *Xenopus laevis victorianus*: RFL 343 (3 specimens); *Xenopus* sp.: FML 3984 (1 specimen), FML 3985 (3 specimens), FML 3986 (3 specimens).

Family PSEUDIDAE. — *Lysapsus l. limellus*: FML 0716 (1 specimen), *Pseudis paradoxa*: FML 1055 (1 specimen), FML 3825 (1 specimen).

Epifamily RANOIDAE (sensu DUBOIS, 1992).

Family PHRYNOBATRACHIDAE. — *Phrynobatrachus acutirostris*: RFL C1 (2 specimens), *Phrynobatrachus asper*: RFL C18 (1 specimen), RFL C5 (2 specimens), *Phrynobatrachus dendrobates*: RFL C10 (2 specimens), *Phrynobatrachus natalensis*: RFL 438 (2 specimens); *Phrynobatrachus petropedetoides*: RFL C6 (2 specimens), *Phrynobatrachus sulfureogularis*: RFL 346 (2 specimens); *Phrynobatrachus versicolor*: RFL 430 (2 specimens).

Family RANIDAE.

Subfamily DICROGLOSSINAE. — *Conraua crassipes*: RFL 246 (2 specimens); *Hoplobatrachus occipitalis*: RFL 348 (1 specimen).

Subfamily PTYCHADENINAE. — *Ptychadena aequiplicata*: RFL 59 (1 specimen); *Ptychadena christyi*: RFL 76 (1 specimen); *Ptychadena chrysogaster*: RFL 141 (1 specimen), RFL 143 (1 specimen), FML 3947 (1 specimen), FML 3949 (1 specimen); *Ptychadena guibei*: RFL 163 (1 specimen), FML 3952 (1 specimen), FML 3953 (1 specimen); *Ptychadena mascareniensis bibroni*: RFL C16 (2 specimens), *Ptychadena m. mascareniensis*: RFL 120 (2 specimens), RFL 123 (1 specimen), RFL 124 (1 specimen), FML 3950 (2 specimens); *Ptychadena perreti*: RFL 72 (1 specimen), RFL 99 (1 specimen); *Ptychadena porossissima*: RFL Cr1 (2 specimens); *Ptychadena uzungwensis*: RFL 157 (1 specimen)

Subfamily PYXICEPHALINAE. — *Aubria subsigillata*: RFL 209 (2 specimens), RFL 212 (1 specimen)

Subfamily RHACOPHORINAE. — *Chiromantis rufescens*: RFL 382c (2 specimens).

Family RHINODERMATIDAE. — *Rhinoderma darwinii*: FML 3694 (1 specimen)

© ISSCA 1993

Source : MNHN, Paris

ALYTES, 1993, 11 (2): 64-76

Efecto de la densidad poblacional en larvas de *Bufo arenarum* producido a traves de señales visuales

Leandro A. MIRANDA [1] & Armando PISANÓ [2]

Laboratorio de Investigaciones Embriológicas (LABINE), CONICET, Montevideo 126, 4 Piso, 1019 Buenos Aires, Argentina

This study deals with the effect of density on growth and metamorphosis in *Bufo arenarum* larvae. Mortality rates were independent of initial density. We concluded that increase in initial density has a negative effect on larval growth and on body mass at the metamorphic climax, and that it increases duration of metamorphosis. The "crowding" effects could be provoked by behavioural interactions mediated through visual cues, that we called "mass effect".

INTRODUCCIÓN

La tasa de crecimiento corporal en cada estadío del desarrollo representa una considerable parte en la estrategia adaptativa de cada especie (COLE, 1954). En los animales ectotermos estas tasas están controladas especialmente por las condiciones ambientales, siendo la temperatura una de las más importantes (SMITH-GILL & BERVEN, 1979). A su vez, en los animales acuáticos, el tamaño corporal y su crecimiento está relacionado con el volúmen de agua en la que se encuentran (ALLEE, 1931), y con otros factores como ser disponibilidad de alimento, competición intraespecífica e interespecífica, predación, etc.

La regulación de las poblaciones de anfibios se produce principalmente durante la etapa larvaria (WILBUR, 1980), ya que del éxito en superar los procesos metamórficos dependerá la abundancia de ejemplares adultos en la naturaleza.

La metamorfosis en los anuros involucra tanto el crecimiento corporal como la diferenciación de tejidos y órganos, siendo dificultoso separar ambos procesos. Varios autores (WILBUR & COLLINS, 1973; DASH & HOTA, 1980; MAHAPATRO & DASH, 1988) han indicado que las condiciones que afectan la tasa de crecimiento en las larvas de anuros también afectan el tiempo de la metamorfosis y el tamaño corporal al clímax metamórfico.

1. Becario del CONICET
2. Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET.

Source : MNHN, Paris

Este tamaño corporal, al finalizar la metamorfosis, no sólo influirá en la supervivencia futura de los juveniles, sino también afectará el potencial reproductivo de los adultos (BERVEN, GILL & SMITH-GILL, 1979; SMITH, 1987; SEMLITSCH & CALDWELL, 1982; BERVEN, 1990).

Estudios realizados en larvas de diferentes especies de anuros han demostrado que el aumento de la densidad poblacional influye negativamente en el crecimiento y la metamorfosis, debido a competición por el alimento (BROCKELMAN, 1969, WILBUR, 1977a, 1982; DE BENEDICTIS, 1974), a interacciones comportamentales (GROMKO, MASON & SMITH-GILL, 1973; JOHN & FENSTER, 1975) o a factores inhibidores de naturaleza varia que se encontrarían en el agua (ROSE, 1960, 1965; RICHARDS, 1958; AKIN, 1966; CULLEY, MEYERS & DOUCETTE, 1977; COLLINS, 1979, STEINWASCHER & TRAVIS, 1983; POLLS PELAZ, 1987) En *Bufo stomaticus*, MAHAPATRO & DASH (1988) demostraron que elevadas densidades poblacionales reducen la tasa de crecimiento larval, mientras que aumentan los tiempos de metamorfosis.

En el presente trabajo, hemos considerado oportuno estudiar el efecto que podría provocar un aumento de la población inicial en el crecimiento corporal y la metamorfosis en larvas de *Bufo arenarum*. Paralelamente, hemos intentado verificar si el "efecto de masa", entendido como la sumatoria de las interacciones comportamentales percibidas a través de señales visuales, puede influir en forma significativa en el control hormonal del crecimiento y metamorfosis en larvas de la especie en estudio.

Bufo arenarum es un sapo de considerable tamaño, siendo los machos (largo hocico-cloaca: 88-108 mm) más pequeños que las hembras (largo hocico-cloaca. 93-112 mm). De amplia distribución en Sudamérica, es la especie más frecuente en el territorio argentino, extendiéndose desde la provincia de Jujuy hasta el Río Chubut cerca de las costas Patagónicas (CEI, 1980). De gran adaptabilidad, puede encontrárselo tanto en ambientes secos como húmedos, se reproduce en primavera-verano coincidiendo con los períodos lluviosos, y coloca sus huevos (4000-5000) en cordones gelatinosos en aguas quietas poco profundas (CEI, 1980). Su coloración es verdosa-amarronada en el dorso y amarillenta-blanquecina en el vientre. Los renacuajos poseen cuerpo deprimido y redondeado con pigmentación oscura

MATERIALES Y MÉTODOS

Larvas de *Bufo arenarum*, obtenidas en el laboratorio mediante fertilización in vitro y mantenidas según metodologías descritas (MIRANDA, PAZ & PISANÓ, 1991), seleccionadas al azar de una misma cohorte en el estadio I de MARTIN, NUÑES & TOMATIS (1985) (esbozos patas posteriores), equivalente al estadio 26 de GOSNER (1960), fueron acondicionadas en peceras de 2 l de volumen.

Se realizaron dos ensayos, uno para demostrar el efecto del aumento de las densidades en el crecimiento y metamorfosis larval, y otro para demostrar la existencia de algún factor comportamental percibido visualmente (definido como "efecto de masa") que podría influir en estos parámetros·

Source MNHN, Paris

- Ensayo 1. - Grupo A: 5 larvas por litro. Grupo B: 10 larvas por litro. Grupo C: 20 larvas por litro. Grupo D: 40 larvas por litro.

- Ensayo 2. - Grupo E: se mantuvieron 10 larvas (sobre las que se efectuaron las mediciones) en un acuario de vidrio estanco, transparente, con un volumen de 2 l, a su vez introducido en un acuario de 5 l de volumen con 80 larvas (simulando una mayor densidad). Grupo F (grupo control): consistió en un acuario de 2 l de volumen con 10 larvas.

Tanto para el ensayo 1 como para el ensayo 2 se mantuvieron las mismas condiciones de cría. La temperatura osciló entre los 19-20°C, el fotoperíodo suministrado fué de 12 L : 12 O, el alimento ofrecido consistió en lechuga hervida ad libitum, los acuarios recibían oxígeno mediante aireadores, y el medio de cultivo (solución de Holtfreter: 3,5 g NaCl + 0,05 g KCl + 0,1 g $CaCl_2$ + 0,2 g $NaHCO_3$ + 1000 ml agua destilada) era renovado en su totalidad en días alternos.

De acuerdo con McNab (1970), Bartholomew (1977) y Hota & Dash (1987), se eligió al peso húmedo corporal como el mejor estimador del crecimiento corporal larval. El peso húmedo se determinó en una balanza electrónica con una sensibilidad de 0,001 g, y fué pesada la totalidad de los individuos de cada acuario, luego se obtuvo la media aritmética de ese valor.

Los ensayos concluyeron cuando todas las larvas habían completado su metamorfosis. Diariamente se retiraban los ejemplares muertos registrándose estos valores para establecer las tasas de mortalidad y también se retiraban los metamorfoseados (definidos como las larvas que poseían por lo menos un miembro anterior expuesto).

Los ensayos fueron realizados por triplicado y la media de cada una de las replicas de cada tratamiento fueron empleadas como los datos del análisis de varianza.

Resultados

En todos los grupos, tanto para el ensayo 1 como para el ensayo 2, se obtuvieron tasas de mortalidad que oscilaron entre el 15 y 20 %, lo que demostró su independencia de las densidades iniciales. Las curvas obtenidas a partir de los datos medidos en los grupos del ensayo 1, a través de las 18 semanas que duró el experimento (semana en la que todos las larvas habían completado la metamorfosis), mostraron diferencias para cada grupo en el crecimiento larval (fig. 1). El análisis de varianza de los valores medios de peso húmedo obtenidos para las primeras 7 semanas mostró que el aumento de la densidad inicial tiene un efecto negativo significativo ($P < 0,01$) en el crecimiento larval (Tabla I)

El peso húmedo obtenido al clímax metamórfico (fig. 2) para todos los grupos del ensayo 1 mostró diferencias significativas ($P < 0,01$) que disminuían si aumentaba la densidad (Tabla II). En cuanto al tiempo que tardó cada grupo en completar la metamorfosis, se observaron diferencias significativas ($P < 0,01$) (Tabla III) que aumentaban si las densidades iniciales eran mayores (fig. 3). Wilbur & Collins (1973), Dash & Hota (1980) y Mishra & Dash (1984) sugieren que el climax metamórfico se

Source : MNHN, Paris

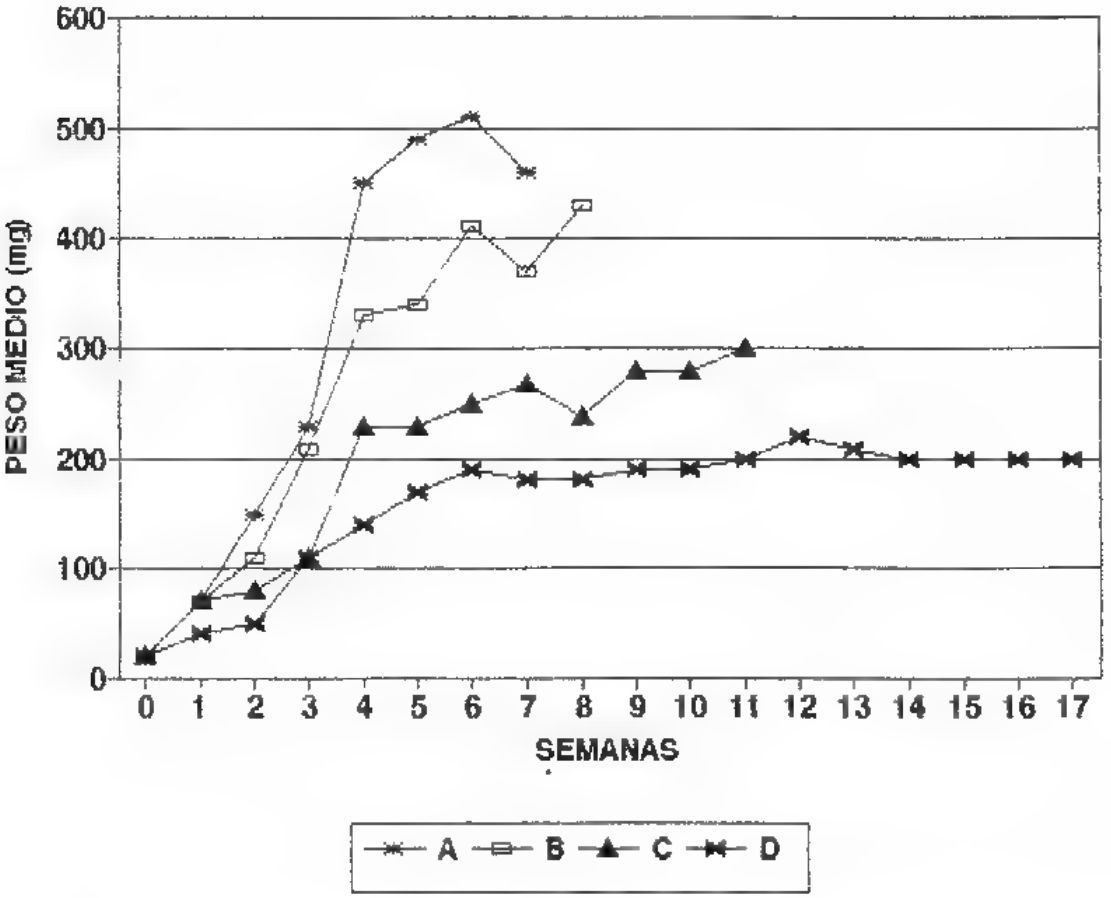

Fig. 1. — Crecimiento dependiente de la densidad inicial en larvas de *Bufo arenarum*. A. 5 larvas por litro. B· 10 larvas por litro C: 20 larvas por litro. D. 40 larvas por litro.

Tabla I. — Análisis de varianza doble del peso (mg) de larvas de *Bufo arenarum* en función de la densidad inicial. Los valores analizados son las medias de las 3 réplicas de los grupos del ensayo 1 tomados en las 7 primeras semanas.

Fuente de variación	Grados de libertad	SC	MC	F	P
Subgrupos	31	2.145.776	69.219		
Densidad	3	536.972	178.990	53,9	<0,01
Semanas	7	1.377.985	196.885	59,3	<0,01
Interacción	21	230.819	10.991	3,3	<0,01
Error	64	212.372	3.318		
Total	95	8.148			

Source : MNHN, Paris

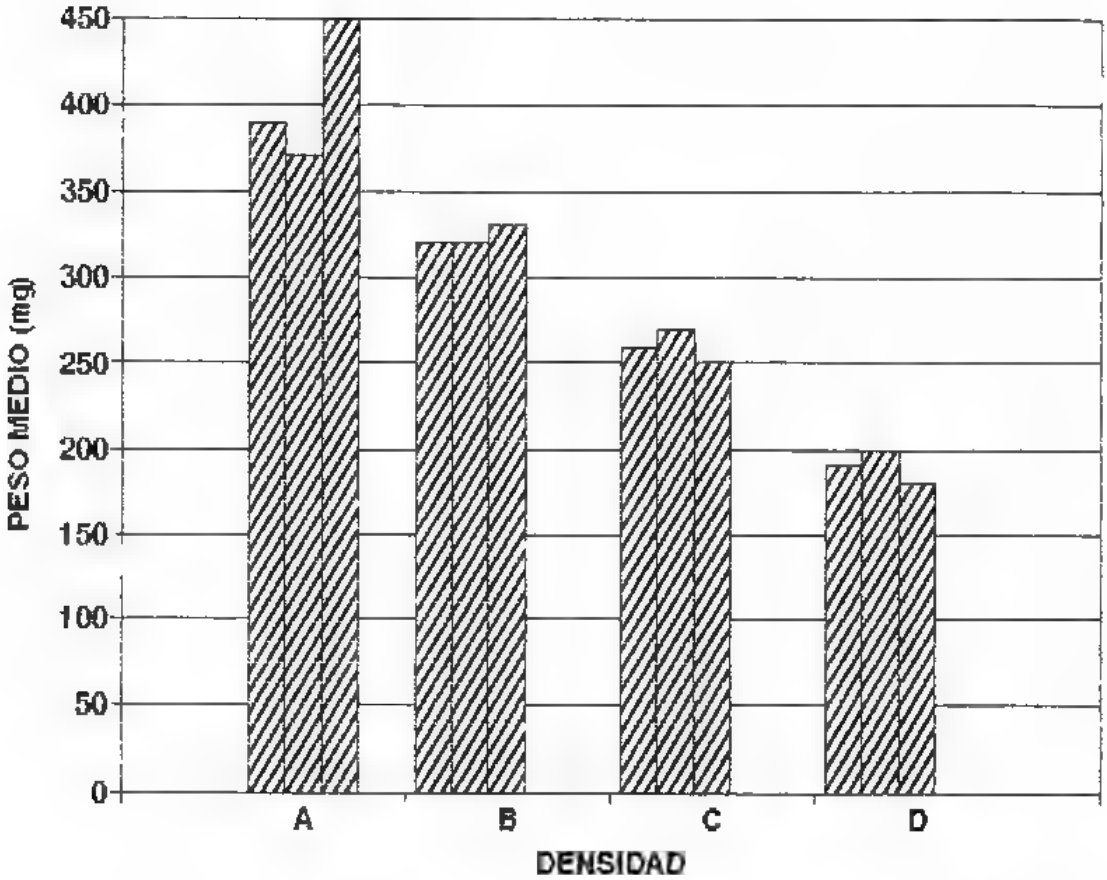

Fig. 2. Peso medio al clímax metamórfico de larvas de *Bufo arenarum* en función de la densidad inicial. Se grafican los valores medios de las réplicas por grupo.

Tabla II. – Análisis de varianza del peso (mg) al clímax metamórfico de larvas de *Bufo arenarum* en función de la densidad inicial.

Fuente de variación	Grados de libertad	SC	MC	F	P
Densidad	3	74.358,4	24.786,13	50,41	<0,01
Error	8	3393,3	491,66		
Total	11	78.291,7			

Source : MNHN, Paris

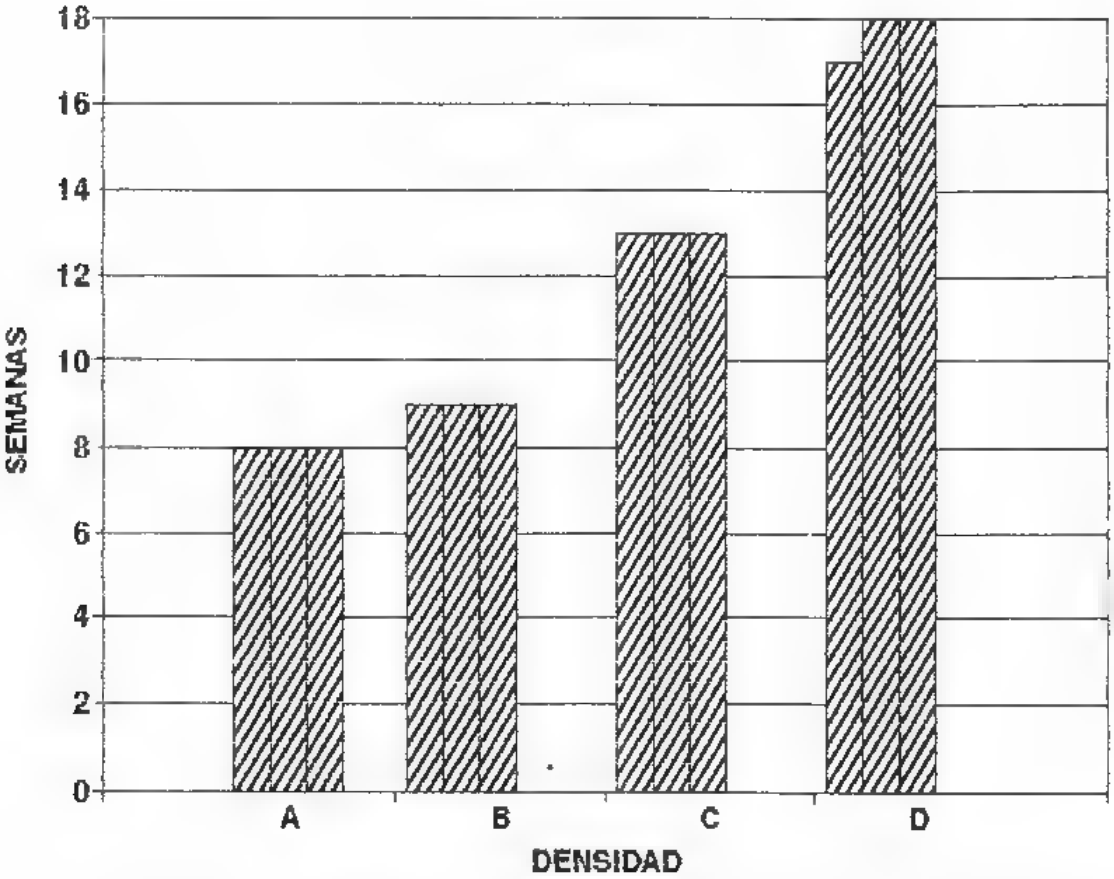

Fig. 3 – Tiempo (en semanas) en completar la metamorfosis en larvas de *Bufo arenarum* en función de la densidad inicial. Se grafican los valores medios de las réplicas por grupo.

Tabla III. – Análisis de varianza del tiempo (en semanas) en completar la metamorfosis en larvas de *Bufo arenarum* en función de la densidad inicial.

Fuente de variación	Grados de libertad	SC	MC	F	P
Densidad	3	174,25	58,0833	667,6	<0,01
Error	8	0,67	0,8750		
Total	11				

Source MNHN, Paris

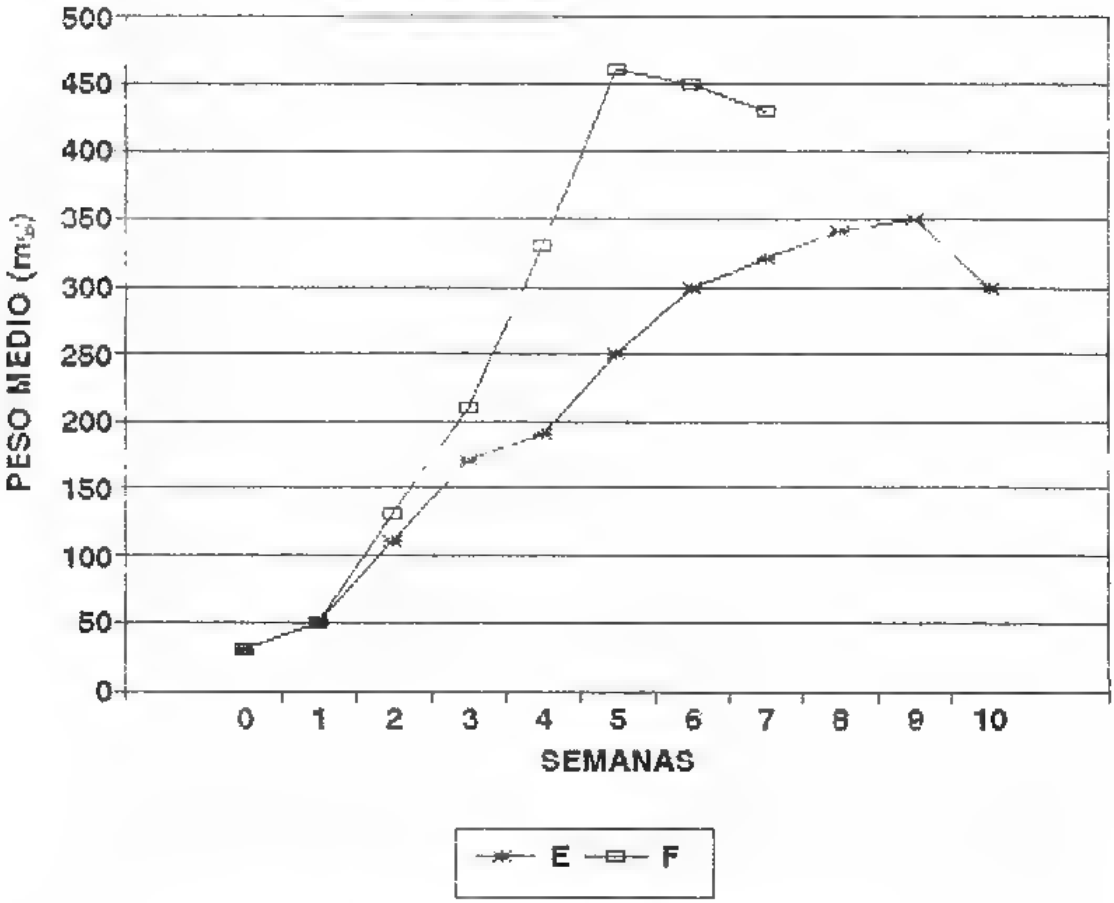

Fig. 4 – Crecimiento dependiente de la densidad inicial para los grupos E y F (control).

Tabla IV – Análisis de varianza del peso en (mg) de larvas de *Bufo arenarum* para los grupos E y F (control). Los valores analizados son las medias de las 3 réplicas tomados en las 7 primeras semanas.

Fuente de variación	Grados de libertad	SC	MC	F	P
Subgrupos	15	1.044.498	69.219		
Tratamientos	1	35.752	35.752	40,1	<0,01
Semanas	7	980.481	140.060	157	<0,01
Interacción	7	28.265	4.038	4,5	<0,01
Error	32	28.535	892		
Total	15				

Source : MNHN, Paris

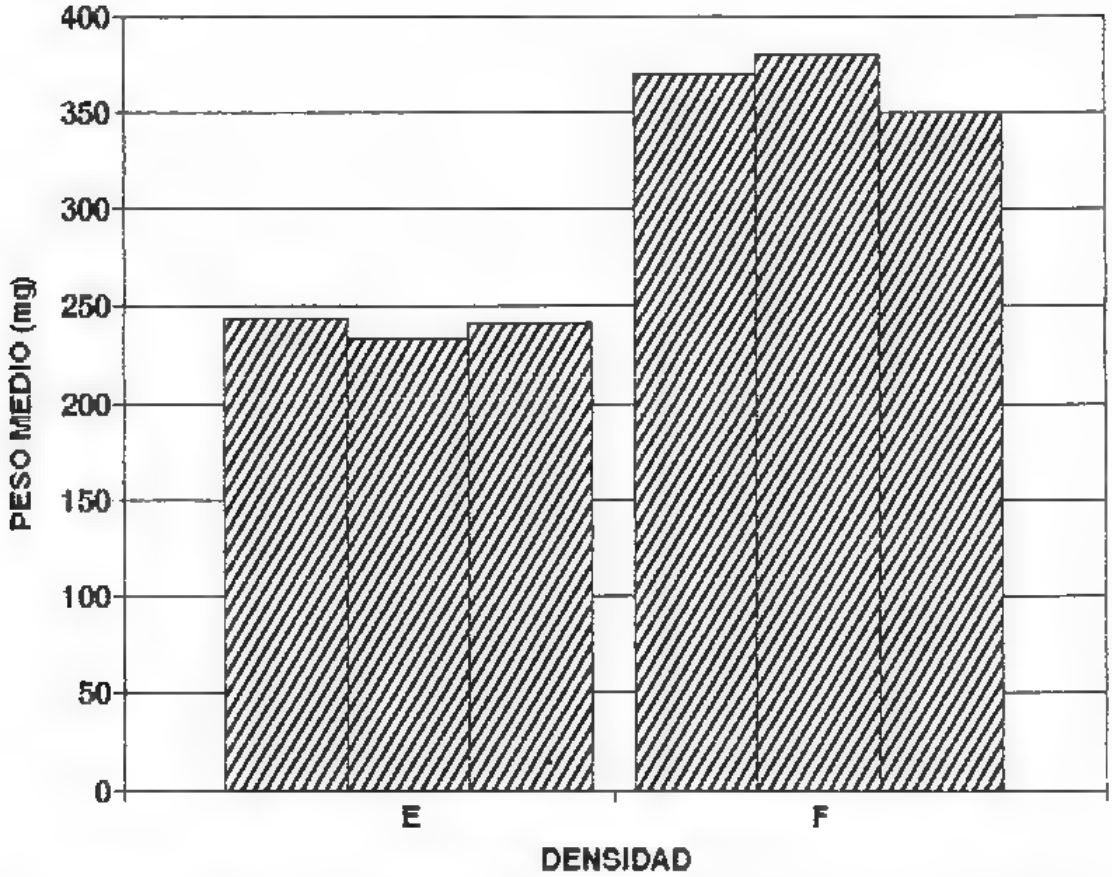

Fig. 5 Peso medio al clímax metamórfico para las larvas de los grupos E y F (control) Se grafican los valores medios de las réplicas por grupo.

Tabla V – Análisis de varianza del peso (mg) al clímax metamórfico de larvas de *Bufo arenarum* para los grupos E y F (control).

Fuente de variación	Grados de libertad	SC	MC	F	P
Tratamientos	1	7.210,66	7.210,66	26,97	<0,01
Error	4	534,67	267,33		
Total	5	7.745,33			

Source MNHN, Paris

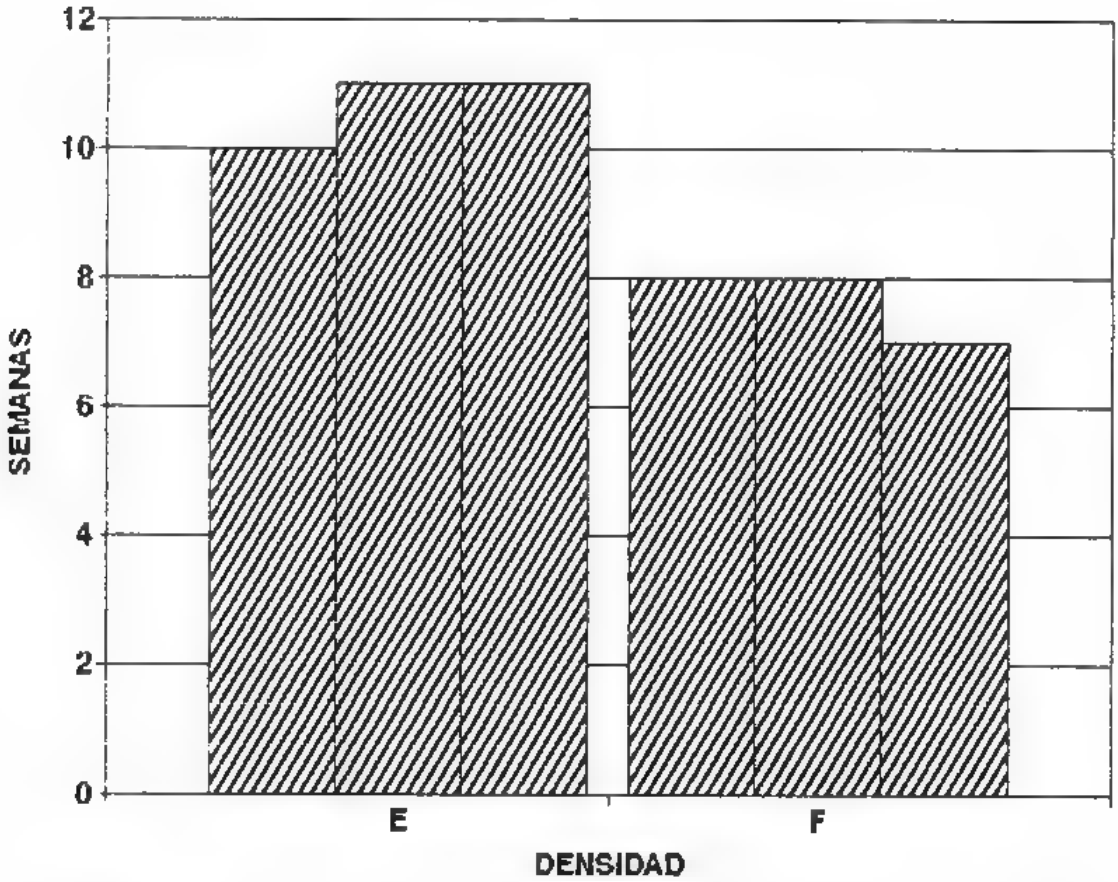

Fig 6 Tiempo (en semanas) en completar la metamorfosis para las larvas de los grupos E y F (control). Se grafican los valores medios de las réplicas por grupo.

Tabla VI. – Análisis de varianza del tiempo (en semanas) en completar la metamorfosis en larvas de *Bufo arenarum* para los grupos E y F (control).

Fuente de variación	Grados de libertad	SC	MC	F	P
Tratamientos	1	16,67	16,67	50,51	<0,01
Error	4	1,33	0,33		
Total	5	18			

Source : MNHN Paris

inicia después de que las larvas llegan a un peso corporal mínimo. En nuestro ensayo el peso mínimo observado fue de 180 mg (grupo D) y el máximo 450 mg (grupo A) (fig. 2). En cuanto al tiempo en completar la metamorfosis, se obtuvo un mínimo de 8 semanas (grupo A) y un máximo de 18 semanas (grupo D) (fig. 3).

Las curvas obtenidas con los valores medidos en los grupos del ensayo 2 mostraron diferencias en el crecimiento, registrándose valores mayores en el grupo F (control) (fig. 4). Los pesos medios de las primeras 7 semanas del experimento, sometidos a análisis de varianza, mostraron diferencias significativas ($P < 0,01$) (Tabla IV). El peso húmedo de los ejemplares al clímax metamórfico mostró diferencias significativas ($P < 0,01$) (Tabla V), registrándose valores menores en el grupo E (fig. 5). En cuanto al tiempo empleado en la metamorfosis, se observó que fué mayor en el grupo E (fig. 6), y los datos entre ambos grupos mostraron diferencias significativas ($P < 0,01$) (Tabla VI).

DISCUSIÓN

El presente estudio pone en evidencia que, para larvas de *Bufo arenarum*, el crecimiento corporal depende de la densidad poblacional y no sólo se refleja en el peso con el que los ejemplares llegan al clímax metamórfico, sino también en el tiempo que emplean en superar la metamorfosis.

El efecto negativo de la densidad en el crecimiento y metamorfosis ha sido atribuido, por lo menos en algunos casos, a la producción de una sustancia peculiar producida por los renacuajos de mayor tamaño que inhibirían el crecimiento de los más pequeños de la población (RICHARDS, 1958; ROSE, 1960; LICHT, 1967), así también a la competición por el recurso alimenticio en función de las más elevadas densidades (WILBUR & COLLINS, 1973; DASH & HOTA, 1980; SOARES et al., 1983, TRAVIS, 1984; MAHAPATRO & DASH, 1988)

En cuanto a la duración del tiempo de metamorfosis y el tamaño de los ejemplares al completarla, nuestros resultados corroboran los estudios realizados en laboratorio y en el campo en *Rana catesbeiana* (ROSE, 1960; AKIN, 1966; LICHT, 1967, COLLINS, 1979), y por MAHAPATRO & DASH (1988) en *Bufo stomaticus*. Sin embargo algunos autores han observado que un incremento de interacciones sociales en larvas de *Bufo americanus* tendría un efecto positivo sobre el peso al clímax metamórfico (WILBUR, 1977b; BREDEN & KELLY, 1982).

Los resultados obtenidos, tanto en el ensayo 1 como en el 2, señalan que ciertas interacciones comportamentales influirían negativamente en el crecimiento y desarrollo larval. En nuestro estudio hemos denominado "efecto de masa" a la sumatoria de las interacciones comportamentales observadas (como ser choques entre ejemplares, efectos visuales, etc) u otras, que se traducirían en una respuesta estresante en las larvas con el consiguiente efecto negativo en el crecimiento y desarrollo larval. Este "efecto de masa" sería mayor en función de densidades más elevadas y como se desprende de los resultados del ensayo 2, los estímulos debidos a la presencia de otros ejemplares serían captados visualmente por las larvas. Estos resultados corroboran en parte observaciones realizadas por GROMKO, MASON & SMITH-GILL (1973) y JOHN & FENSTER (1975), quienes han emitido

Source MNHN, Paris

la hipótesis que interacciones comportamentales en larvas de anuros, y su influencia en el control hormonal del crecimiento y desarrollo, estarían relacionados directamente con el efecto que proporcionan elevadas densidades poblacionales.

LARSEN et al. (1990) han estudiado el efecto de la densidad como posible causa de estrés en ejemplares adultos de *Bufo bufo*, observando un crecimiento menor y un comportamiento agresivo de los ejemplares mantenidos a densidades más elevadas. Sin embargo hasta el momento en larvas de anuros no se habían realizado estudios al respecto.

Si bien nuestros resultados parecen ser coherentes, es necesario confirmar la hipótesis enunciada con análisis a nivel hormonal, en modo especial sería conveniente un estudio comparativo de las concentraciones de corticosterona en sangre entre los distintos grupos experimentales que, como ha sido probado en otras especies (ELSEY et al. 1990), representan un parámetro importante para cuantificar, de alguna forma, el efecto estresante causado por la densidad.

RESUMEN

Se ha estudiado el efecto de la densidad en el crecimiento corporal y metamorfosis de larvas de *Bufo arenarum* en condiciones controladas de laboratorio. Las tasas de mortalidad observadas fueron independientes de las densidades iniciales Se señala que el aumento de la densidad afecta negativamente el crecimiento corporal larval como así también el tamaño al clímax metamórfico y alarga el tiempo de la metamorfosis Los efectos negativos productos del aumento de las densidades larvales iniciales podrían deberse a interacciones comportamentales que hemos denominado "efecto de masa", y que percibidas visualmente influirían en el control hormonal del crecimiento y metamorfosis

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado utilizando aportes financieros del CONICET (Pid. 3004800/88).

LITERATURA CITADA

AKIN, G. C., 1966 — Self-inhibition of growth in *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol Zool*, **39**: 341-356.

ALLEE, C., 1931. — *Animal aggregation*. Chicago, Univ. Chicago Press.

BARTHOLOMEW, G A, 1977 — Energy metabolism. *In*: M. C. GORDON (ed), *Animal physiology principle and adaptation*, 3rd ed., New York, Mac Millan.

BERVEN, K A, 1990. — Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology*, **71**: 1599-1608.

BERVEN, K. A., GILL, D. E. & SMITH-GILL, S. J, 1979. — Counter gradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution*, **33**: 609-623

BRIDEN, F & KELLY, C H., 1982 — The effect of conspecific interactions on metamorphosis in *Bufo americanus*. *Ecology*, **63** 1682-1689.

Source : MNHN, Paris

BROCKELMAN, W. Y., 1969. – An analysis of density effects and predation of *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology*, **50**: 632-644.

CEI, J. M., 1980. – Amphibians of Argentina. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), Monogr. **2**: i-xii + 1-609.

COLE, I. C., 1954. – The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, **29**: 103-107.

COLLINS, J. P., 1979. – Intrapopulation variation in the body size at metamorphosis and timing of metamorphosis in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Ecology*, **60**: 738-749.

CULLEY, D. D., Jr., MEYERS, S. P. & DOUCETTE, A. J, Jr., 1977. – A high density rearing system for larval anurans. *Lab. Animal*, **6**: 34-41.

DASH, M. C. & HOTA, A. K., 1980. – Density effects on the survival, growth and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. *Ecology*, **61**: 1025-1028.

DE BENEDICTIS, P. A., 1974. – Interspecific competition between tadpoles of *Rana pipiens* and *Rana sylvatica*: an experimental field study. *Ecol. Monogr.*, **44**: 129-151.

ELSEY, R. M., JOANEN, T., MCNELSE, L. & LONSE, V., 1990. – Growth rate and plasma corticosterone levels in juvenile alligators maintained at different stocking densities. *J. exp. Zool.*, **255**: 30-36.

GOSNER, K., 1960. – A simplified table for staging anurans embryos and larvae with notes on identifications. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

GROMKO, M. H., MASON, F. S. & SMITH-GILL, S. J., 1973. – Analysis of the crowding effects in *Rana pipiens* tadpoles. *J. exp. Zool.*, **186**: 63-76.

HOTA, A. K. & DASH, M. C., 1987. – Growth and metamorphosis of anuran larvae: effect of diet and temperature. *Alytes*, **5**: 165-172.

JOHN, K. R. & FENSTER, D., 1975. – The effects of partitions on the growth rate of crowded *Rana pipiens* tadpoles. *Amer. Midl. Nat.*, **93**: 123-130.

LARSEN, L. O., CHRISTIANSEN, M. B., TERKEL, D., HASTRUP, S., KAPEL, C., SCIUTO, M. & WULFF, A. M., 1990. – Crowding in toads, are crowded toads stressed or not? *In*: W. HANKE (ed.), *Biology and physiology of amphibians*, Stuttgart & New York, Gustav Fischer Verlag: 271-277.

LICHT, L. E., 1967. – Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects. *Ecology*, **48**: 736-745.

MAHAPATRO, B. K. & DASH, M. C., 1988. – Density effect on growth and metamorphosis of *Bufo stomaticus* larvae. *Alytes*, **6**: 88-98.

MARTIN, M. C., NUÑES, A. M. & TOMATIS, M. E., 1985. – Metamorfosis en anfibios. I. Desarrollo metamórfico en larvas de *Bufo arenarum* Hensel (Amphibia: Anura). *Hist. Nat.*, **5**: 289-302.

MCNAB, B. K., 1970. – Body weight and energetics of temperature regulation. *J. exp. Biol.*, **53**: 329-348.

MIRANDA, L. A., PAZ, D. A. & PISANÓ, A., 1991. – Efecto de la actividad tiroidea en la tolerancia al frío de larvas de *Bufo arenarum*. *Rev. esp. Herpet.*, **6**: 55-60.

MISHRA, P. K. & DASH, M. C., 1984. – Metamorphosis of *Polypedates maculatus*: an analysis of crowding effect. *Alytes*, **3**: 163-167.

POLLS PELAZ, M., 1987. – On the identity of the so-called "algae like cells" in tadpole cultures of European green frogs (*Rana ridibunda*). *Alytes*, **6**: 23-26.

RICHARDS, C. M., 1958. – The control of tadpoles growth by alga-like cells. *Physiol. Zool.*, **35**: 285-296.

ROSE, S. M., 1960. – A feedback mechanism of growth control in tadpoles. *Ecology*, **41**: 88-98.

----- 1965. – The control of growth and reproduction in freshwater organisms by specific products. *Mitt. internat. Verein. Limnol.*, **13**: 21-35.

SEMLITSCH, R. D. & CALDWELL, J. P., 1982. – Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki*. *Ecology*, **63**: 905-911.

SMITH, D. C., 1987. – Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date of metamorphosis. *Amer. Nat.*, **68**: 344-350.

SMITH-GILL, S. J. & BERVEN, K. A., 1979. – Predicting amphibian metamorphosis. *Amer. Nat.*, **113**: 563-585.

SOARES, H., FONTANELLO, D., MANDELLI, H., REIS, J., PENTEADO, L. & CAMPOS, B., 1983. – Efeito da densidade de populacao no ganho de peso de girinos da Ra-Touro (*Rana catesbeiana*). *B. Inst. Pesca*, **10**: 47-51.

STEINWASCHER, K. & TRAVIS, J., 1983. – Influence of food quality and quantity on early larval growth of two anurans. *Copeia*, **1983**: 143-148.

Source : MNHN, Paris

TRAVIS, J., 1984. – Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition. *Ecology*, **65**: 1155-1160.

WILBUR, H. M., 1977a. – Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in *Bufo americanus*. *Ecology*, **58**: 196-200.

----- 1977b. – Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica*. *Ecology*, **58**: 206-209.

----- 1980. – Complex life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**: 67-93.

----- 1982. – Competition between tadpoles of *Hyla femoralis* and *Hyla gratiosa* in laboratory experiments. *Ecology*, **63**: 278-282.

WILBUR, H. M. & COLLINS, J. P., 1973. – Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, **182**: 1305-1314.

Corresponding editor: Ulrich SINSCH.

© ISSCA 1993

Source : MNHN, Paris

ALYTES

International Journal of Batrachology

published by ISSCA

EDITORIAL BOARD FOR 1993

Chief Editor: Alain DUBOIS (Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France).

Deputy Editor: Günter GOLLMANN (Institut für Zoologie, Universität Wien, Althanstr. 14, 1090 Wien, Austria).

Other members of the Editorial Board: Ronald G. ALTIG (Mississippi State University, U.S.A.); Emilio BALLETTO (Torino, Italy); Stephen D. BUSACK (Ashland, U.S.A.); Alain COLLENOT (Paris, France); Tim HALLIDAY (Milton Keynes, United Kingdom); William R. HEYER (Washington, U.S.A.); Walter HÖDL (Wien, Austria); Pierre JOLY (Lyon, France); J. Dale ROBERTS (Perth, Australia); Petr ROTH (Mělnik, Czech Republic); Ulrich SINSCH (Koblenz, Germany); Marvalee H. WAKE (Berkeley, U.S.A.).

Index Editor: Annemarie OHLER (Paris, France).

GUIDE FOR AUTHORS

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic review articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as color or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviors, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be typewritten or printed double-spaced on one side of the paper. The manuscript should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited, appendix.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or Table IV. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (SOMEONE, 1948; SO & SO, 1987; EVERYBODY et al., 1882). References in the literature cited section should be presented as follows:

BOURRET, R., 1942. - *Les batraciens de l'Indochine*. Hanoi, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. I-IV.

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. - Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. - Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, **12**: 121-145.

Manuscripts should be submitted *in triplicate* either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, systematics, biogeography, evolution, genetics or developmental biology, or to Günter GOLLMANN (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology or life history.

Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees. If possible, after acceptance, a copy of the final manuscript on a floppy disk (3 ½ or 5 ¼) should be sent to the Chief Editor. We welcome the following formats of text processing: (1) preferably, MS Word DOS and Windows, WordPerfect (4.1 to 5.1) or WordStar (3.3 to 5.5); (2) less preferably, formated DOS (ASCII) or DOS-formated MS Word for the Macintosh.

No page charges are requested from the author(s), but the publication of color photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by *Alytes* to the author(s). Additional reprints may be purchased.

Published with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, France).

Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.

Numéro de Commission Paritaire: 64851.

© ISSCA 1993

Source : MNHN, Paris

Alytes, 1993, **11** (2): 37-76.

Contents

E. O. Lavilla & I. de la Riva
La larva de *Telmatobius bolivianus* (Amphibia, Leptodactylidae) 37

Marissa Fabrezi
The anuran tarsus 47

Leandro A. Miranda & Armando Pisanó
Efecto de la densidad poblacional en larvas de *Bufo arenarum* producido a traves de señales visuales 64

Alytes is printed on acid-free paper.

Alytes is indexed in *Biosis, Cambridge Scientific Abstracts, Current Awareness in Biological Sciences, Pascal, Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record.*

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.
Dépôt légal: 3e trimestre 1993.

© ISSCA 1993

Source : MNHN, Paris